

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE D'INGÉNIEUR-DOCTEUR

PAR

François BLONDON

1^{re} THÈSE. — “ CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT
DES GRAMINÉES FOURRAGÈRES : RAY-GRASS ET
DACTYLE ”.

2^e THÈSE. -- PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 21 juin 1962, devant la Commission d'examen.

MM. CHOUARD..... *Président.*

LEMÉE.....

NOZERAN.....

PRAT..... *(Invité)*

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4, RUE DANTE, 4

1964

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE D'INGÉNIEUR-DOCTEUR

PAR

François BLONDON

1^{re} THÈSE. — “ CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT
DES GRAMINÉES FOURRAGÈRES : RAY-GRASS ET
DACTYLE ”.

2^e THÈSE. -- PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 21 juin 1962, devant la Commission d'examen.

MM. CHOUARD.....	<i>Président.</i>
LEMÉE.....	} <i>Examineurs.</i>
NOZERAN.....	
PRAT	
	<i>(Invité)</i>

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
4, RUE DANTE, 4

1964



FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen..... M. ZAMANSKY

Professeurs :

G. JULIA	T	Anal. sup. et alg. sup.	CHOUARD	T	Physiologie végétale.
DE BROGLIE ..	T	Théories physiques.	MALAVARD ..	T	Aviation (Tech. aéronaut.)
PRENANT	T	Anat. et histol. comparées.	BRELOT	T	Calcul différentiel et intég.
GRASSÉ.	T	Evol. des êtres organisés.	NORMANT	T	Synthèse organique gén.
PRÉVOST	T	Chimie organique.	BENARD	T	Chimie minérale.
CHAUDRON ..	T	Chimie appliquée.	BUVAT.....	T	Botanique (E.N.S.)
WYART	T	Minéralogie et cristallogr.	DUGUÉ	T	Statist. mathématiques.
TEISSIER.....	T	Zoologie.	SOULAIRAC ..	T	Psychophysiologie.
MANGENOT....	T	Biologie vég. (Orsay).	ULRICH	T	Physiol. végét.
AUGER	T	Phys. quant. et relativité.	MARÉCHAL....	T	Optique théor. et appl.
MONNIER	T	Physiol. générale.	KIRRMANN ..	T	Théories chimiques.
PIVETEAU	T	Paléontologie.	CHADEFAUD ..	T	Botanique.
ROCARD	T	Physique (E.N.S.).	M ^{lle} LE BRETON	T	Physiologie de la nutrit.
CARTAN	T	Mathématiques (E.N.S.).	SALEM	T	Mathémat. générales.
LAFFITTE	T	Chimie générale	LELONG	T	Applic. de l'analyse à la géométrie.
FAVARD.....	T	Géométrie supérieure.	DEVILLERS ..	T	Anatom. et histol. comp.
COULOMB	T	Physique du Globe.	EHRESMANN ..	T	Topologie algébrique.
M ^{lle} COUSIN ..	T	Biolog. animale (S.P.C.N.)	FRANÇON.....	T	Physique (S.P.C.N.).
CHRÉTIEN	T	Chimie minérale.	GLANGEAUD ..	T	Géogr. phys. et géol. dyn.
DRACH	T	Zoologie.	GODEMENT ..	T	Mathématiques (M.P.C.).
KASTLER	T	Physique (E.N.S.).	PISOT	T	Tech. mathém. de la phys.
EPHRUSSI	T	Génétique.	ROCH	T	Géologie.
RIVIÈRE.....	T	Géologie SPCN et sédim.	SCHATZMAN...	T	Astrophysique.
GAUTHERET...	T	Biologie végétale (P.C.B.).	TERMIER.....	T	Paléontol. stratigraph.
R. LUCAS	T	Recherches physiques.	ZAMANSKY....	T	Mathémat. générales.
A. THOMAS ...	T	Biologie cellulaire.	LENNUIER ...	T	Physique (M.G.P.).
ARNULF	T	Optique appliquée.	RIZET	T	Génétique (Orsay).
MORAND	T	Physique enseignement	ROUTHIER ...	T	Géologie appliquée.
SOLEILLET ...	T	Physique (P.C.B.).	M ^{me} TONNELAT	T	Physique théorique.
FORTIER	T	Mécan. expér. des fluides.	DIXMIER	T	Mathématiques (M.P.C.).
DANJON	T	Astronomie.	SOUGHAY	T	Chimie générale.
PETIT	T	Biologie maritime.	AIGRAIN	T	Electrotech. générale.
QUENEY	T	Météorol. et dyn. atmosph.	BRUSSET	T	Chimie systématique.
GALLIEN	T	Embryologie.	M. LÉVY	T	Physique théorique des Hautes Energies (Orsay)
EICHORN	T	Botanique.	M ^{me} CHAIX....	T	Chimie biologique.
DE CUGNAC ..	T	Biologie végét. (S.P.C.N.).	M ^{me} HUREL-PY	T	Biologie végétale (P.C.B.).
M ^{lle} CAUCHOIS	T	Chimie physique.	PIAUX	T	Chimie (M.P.C.).
THELLIER ...	T	Physique du globe.	BRUN	T	Mécan. théor. des fluides.
L'HERITIER...	T	Biolog. gén. (Orsay.)	LEDERER	T	Chimie biologique.
GRIVET	T	Radioélectricité (Orsay).	M ^{me} DUBREIL	T	Mathémat. (Agrég.).
PONCIN	T	Mécanique générale.	M ^{me} LELONG ..	T	Mathémat. (E.N.S.).
DUBREIL.....	T	Arith. et théor. des nombr.	BELLAIR	T	Géologie (S.P.C.N.).
QUELET	T	Chimie organique.	COTTE	T	Physique électricité.
CAGNIARD	T	Géophysique appliquée.	J. E. DUBOIS	T	Chimie organique.
CHAMPETIER..	T	Chimie macromoléculaire.	LAMOTTE	T	Zoologie (E.N.S.).
CUVILLIER ...	T	Micropaléontologie.	A. MICHEL....	T	Chimie minérale (Orsay).
JUNG	T	Pétrographie.	OLMER	T	Energétique générale.
TRILLAT	T	Microscop. et diffr. élect.	ROUAULT	T	Electricité (Orsay)
WIEMANN.....	T	Chimie organ. et struct.	GAUTHIER	T	Mécanique appliquée.
JACQUINOT ..	T	Spectroscopie et physique céleste (Orsay).	BARCHWITZ..	T	Chimie physique.
VASSY	T	Phys. de l'atmosphère.	BROSSEL	T	Physique atomique
DESTOUCHES.	T	Théories physiques.	BUSER	T	Physiologie comparée.
AMIEL	T	Chimie générale.	CAMUS	T	Physiolog. végét. (BMPV).
HOCART	T	Minéralogie et cristallogr.	CASTAING....	T	Physique (Orsay).
J.-P. MATHIEU	T	Physique (optique).	CURIEN	T	Minéral. et cristall.
COUTEAUX	T	Biolog. animale (P.C.B.).	MOYSE	T	Physiol. végét. (Orsay).
MAY	T	Zoologie (Orsay).	NOIROT	T	Evol. des êtres organisés.
CHOQUET	T	Théor. des fonct. et topol.	PANNETIER...	T	Chimie générale (Orsay).
FELDMANN ...	T	Biologie végét. marine (P.C.B.).	POSSOMPES ..	T	Zoologie.
GUINIER	T	Phys. des solides (Orsay)	PULLMANN ...	T	Chimie théorique.
JOST	T	Physiologie comparée.	TEILLAC	T	Phys. nucl. et rad. activit.
FORTET	T	Calcul des probabilités et physique mathémat.	TONNELAT ...	T	Biologie physico chim.
SCHWARTZ ...	T	Calcul. diff. et intégral.	VILLE	T	Econométrie.
			WILLEMART...	T	Chimie (P.C.B.).

Blondon

DODE	T	Chimie (Orsay).	STOLKOWSKI..	Physiologie générale.
FREYMANN ..	T	Recherches physiques.	ACHER	Chimie biol. (Orsay).
GUINOCHE ..	T	Biolog. vég. SPCN (Orsay).	BAUDOIN	Biologie animale P.C.B.
ROLLET	T	Chimie (P.C.B.).	BEAUMONT ...	Biologie animale S.P.C.N.
Mlle JOSIEN..	T	Chimie (S.P.C.N.).	BLAMONT	T Géophysique ionosphère.
CHEVALLEY..	T	Géom. alg. et théor. d. gr.	BOURREAU...	Botanique.
ARNOULT	T	Electronique (Orsay).	D. CURIE	Physique (M.G.P.).
CHAPELLE....	T	Physique (Orsay).	DURAND-DELGA	Géologie.
DELANGE	T	Mathémat. (Orsay).	FRÉON	T Chimie organ. (Orsay).
DENY	T	Mathémat. gén. (Orsay).	HELLER	T Physiologie végétale.
GERMAIN	T	Mécan. théor. des fluides.	TORTRAT	T Calcul des probabilités.
G. LUCAS	T	Géologie.	CAILLEUX ...	Géologie (S.P.C.N.).
ALLARD	T	Chimie physique.	MAGNAN	T Physique (S.P.C.N.).
BERTHELOT ..	T	Phys. fondam. des htes énergies (Orsay).	DAUDEL	T Mécan. ondul. appliquée à la chim. théor. et à la phys. nucléaire.
BRICART	T	Météorologie et phys. de l'atmosphère.		Biol. végét. (S.P.C.N.).
M ^{me} ALBE- FESSARD ..	T	Psychophysiologie.	M ^{lle} FOURCROY	
FRIEDEL	T	Phys. des solides (Orsay).	M ^{me} CHOQUET-	
M. JULIA		Etudes des moléculaires natur. complexes.	BRUHAT ...	T Mécan. anal. et mécan. cél.
LENDER	T	Biol. animale (SPCN) (Ors.)	M ^{lle} VEIL	Physiologie générale.
MAGAT		Physico-chimie des radio-éléments.	LWOFF	T Microbiologie.
M ^{lle} QUINTIN	T	Electrochimie.	SIESTRUNCK ..	T Mécan. phys. et expérim.
MONOD	T	Chimie du métabolisme.	LACOMBE	T Métall. des métaux nuclé.
BENOIT	T	Physiol. anim. (Orsay).	BROCHARD ...	T Physique P.C.B. (Orsay).
DE POSSEL ..	T	Analyse numérique.	CABANNES ...	T Mécanique générale.
CHARLOT	T	Chimie analytique.	LESIEUR	T Mathém. M.P.C. (Orsay).
HAISSINSKI ..	T	Radiochimie	MAZET	T Mécaniq. générale (Orsay).
LEMÉE	T	Physiol. vég. BMPV (Ors.).	CAIRE	Géographie phys. et géol. dynamique.
GUÉRIN	T	Chimie M.P.C. (Orsay).	COMOLET	T Mécanique des fluides.
M. CHATELET .	T	Chimie (P.C.B.).	CORABEUF...	Physiologie animale.
JEAN	T	Physique nuclé. (Orsay).	DELLoue	Physique de l'exosphère.
MATTLER	T	Physique S.P.C.N.	GORENFLOT ..	Botanique II (Orsay).
L. MICHEL ...		Phys. Théor. des Hautes Energies (Orsay).	HOULLON ...	Biologie animale P.C.B.
BERGERARD...	T	Zoologie (Orsay).	J. JULLIEN...	Chimie P.C.B.
BERTEIN	T	Electronique (Orsay).	MALGRANGE ..	T Tech. math. de la physiq.
BOUSSIÈRES .		Chim. des radioéléments. (Ors.)	OLIVIER	Anthropologie.
M ^{me} COUTURE .	T	Therm. et mécan. phys.	NOZERAN	T Botanique II (Orsay).
ELLENBERGER.	T	Géologie appliq. s. le terr.	BLANC-	
FRANC		Biol. animale (P.C.B.).	LAPIERRE ..	Physique E.N.S. (Orsay).
SCHNELL		Botan. tropicale (Orsay).	CHEVAUGEON .	T Botanique (Orsay).
			KAHANE	T Mathématiques (Orsay).
			SAMUEL	T Mathémat. (E.N.S. fém.).
			KOURGANOFF .	T Astronomie (Orsay).
			THIRY	T Mécanique céleste.

Secrétaire général R. POULLAIN

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	9
HISTORIQUE	11
I. LES MÉTHODES DE TRAVAIL	11
II. LES RÉSULTATS OBTENUS	13
MATÉRIEL ET TECHNIQUES	16
I. MATÉRIEL	16
A. LE GENRE <i>Lolium</i>	16
B. LE GENRE <i>Dactylis</i>	17
C. CHOIX DU MATÉRIEL	17
II. TECHNIQUES	18
A. TECHNIQUES DE CULTURE	18
B. TECHNIQUES UTILISÉES POUR LA RÉALISATION DES TRAITEMENTS LUMINEUX OU THERMIQUES	19
C. TECHNIQUES DE L'ANALYSE MORPHOLOGIQUE DU DÉVELOPPEMENT	20
D. TRAITEMENTS PAR L'ACIDE GIBBÉRELLIQUE	23
CHAPITRE PREMIER. — ÉTUDES PRÉLIMINAIRES SUR LES CONDITIONS DE FLORAISON ET CONTROLE DE L'HOMOGÉNÉITÉ DES VARIÉTÉS.	
A. LES EXPÉRIENCES EN CONDITIONS NATURELLES...	24
1. CARACTÉRISTIQUES DU DÉVELOPPEMENT DE <i>Lolium multiflorum</i>	26
2. CARACTÉRISTIQUES DU DÉVELOPPEMENT DE <i>Lolium perenne</i> .	26
3. CARACTÉRISTIQUES DU DÉVELOPPEMENT DE <i>Dactylis glomerata</i> .	27
B. LES EXPÉRIENCES EN CONDITIONS CONTROLÉES..	28
1. RÉACTION DE <i>Lolium multiflorum</i> AUX DIFFÉRENTS TRAITEMENTS	28
2. RÉACTION DE <i>Lolium perenne</i> AUX DIFFÉRENTS TRAITEMENTS.	30
3. RÉACTION DE <i>Dactylis glomerata</i> AUX DIFFÉRENTS TRAITEMENTS	32
C. CONCLUSION	33

CHAPITRE II. — DÉTERMINATION DES EXIGENCES DE FLORAISON

A. INDUCTION, INITIATION ET DÉVELOPPEMENT FLORAL COMMANDÉS PAR LES JOURNÉES LONGUES : <i>LOLIUM MULTIFLORUM</i>	34
1. APPARITION DE L'INITIATION EN JOURS CONTINUS	34
2. DÉTERMINATION DE LA PHOTOPÉRIODE CRITIQUE	35
B. INDUCTION PROVOQUÉE PAR LES JOURNÉES COURTES PUIS LES TEMPÉRATURES BASSES, INITIATION ET DÉVELOPPEMENT FLORAL COMMANDÉS PAR LES JOURS LONGS : <i>LOLIUM PERENNE</i>	36
1. ANALYSE DE LA SÉQUENCE EN JOURS COURTS DE 8 HEURES D'ÉCLAIREMENT, AUX TEMPÉRATURES FROIDES PUIS EN JOURS CONTINUS	37
2. DÉTERMINATION DES PHOTOPÉRIODES CRITIQUES DE JOURS COURTS ET DE JOURS LONGS	40
C. LES EXIGENCES DU DACTYLE	42
1. ACTION DE DIFFÉRENTES DURÉES DE RÉFRIGÉRATION A TEMPÉRATURE CONSTANTE SUR LES SEMENCES ET LES PLANTES AGÉES	42
2. COMPARAISON DE L'ACTION DES BASSES TEMPÉRATURES MANTENUES CONSTANTES OU ALTERNÉES SUR DES CLONES EN FONCTION DE LA DURÉE DU JOUR PRÉALABLE	43
3. DÉTERMINATION DU MINIMUM VÉGÉTATIF NÉCESSAIRE AU DACTYLE POUR RÉAGIR AUX CONDITIONS EXTÉRIEURES PROVOQUANT LA FLORAISON	45
4. ESSAIS DE CERTAINES SUBSTANCES POUVANT REMPLACER LA RÉFRIGÉRATION	47
5. INTERPRÉTATIONS DES RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX	48

CHAPITRE III. — LE MÉCANISME DE L'INDUCTION FLO-RALE

A. ANALYSE DE LA CONSERVATION DE L'INDUCTION CHEZ <i>LOLIUM PERENNE</i>	49
B. VARIATIONS AVEC L'ÂGE DU TEMPS MINIMUM D'INDUCTION CHEZ <i>LOLIUM MULTIFLORUM</i>	50
C. TRANSMISSION DE L'INDUCTION D'UNE TALLE A L'AUTRE CHEZ LA MEME PLANTE DE <i>LOLIUM MULTIFLORUM</i>	52

CHAPITRE IV. — INITIATION DU MÉRISTÈME APICAL, ÉLONGATION DE LA TIGE ET INHIBITION DE SES BOURGEONS AXILLAIRES CONSIDÉRÉES COMME DES PHÉNOMÈNES MORPHOLOGIQUES DISSOCIABLES.

A. ELONGATION DE LA TIGE SANS INITIATION ET TAL- LAGE AUX NEUDS.	54
1. <i>Lolium</i> CULTIVÉ DEPUIS LONGTEMPS EN CONDITIONS DYS- PÉRIODIQUES	54
2. ACTION DE L'ACIDE GIBBÉRELLIQUE EN DYSPÉRIODE....	57

B. ÉLONGATION DE LA TIGE PROVOQUÉE PAR L'INITIATION ET OBTENTION DE RAMIFICATIONS LATÉRALES.	59
1. OBTENTION DE RAMIFICATIONS LATÉRALES	59
2. OBTENTION D'ÉPI D'ÉPIS ET FLORAISON DES RAMIFICATIONS LATÉRALES	60
C. INITIATION ET DÉVELOPPEMENT FLORAL SANS ÉLONGATION DE LA TIGE	60
D. INTERPRÉTATION ET DISCUSSION	60

RÉSUMÉ ET CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

I. RÉSUMÉ DES PRINCIPAUX RÉSULTATS OBTENUS	64
1. LES EXIGENCES DE FLORAISON DES RAY-GRASS ET DES DACTYLES	64
2. LE MÉCANISME DE L'INDUCTION FLORALE	65
3. PHÉNOMÈNES MORPHOLOGIQUES DISSOCIABLES : INITIATION FLORALE DU MÉRISTÈME APICAL, ÉLONGATION DE LA TIGE ET INHIBITION DE SES BOURGEONS AXILLAIRES.....	66
II. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES	67
1. RÔLE DES TRAITEMENTS EN JOURS COURTS ET À BASSES TEMPÉRATURES DANS LA PRÉPARATION DE LA MISE À FLEUR...	67
2. DISSOCIATION EXPÉRIMENTALE DE L'ÉLONGATION CAULINAIRE ET DE L'INITIATION FLORALE CHEZ LE RAY-GRASS..	68
3. DIVERSITÉ DES MÉCANISMES RÉGULATEURS DU DÉVELOPPEMENT	68
4. LES APPLICATIONS AGRONOMIQUES	69
BIBLIOGRAPHIE	71

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DES GRAMINÉES FOURRAGÈRES : RAY-GRASS ET DACTYLE

par M. François BLONDON

INTRODUCTION

L'exploitation rationnelle des graminées herbagères dépend de la connaissance de leurs caractères physiologiques et morphologiques, particulièrement de l'époque d'initiation et de développement des inflorescences. Aussi, est-il indispensable, dans l'état actuel de la sélection des variétés fourragères, de pouvoir préciser leurs exigences en vue de la floraison. La détermination de ces exigences permet de prédire les performances en champ, sous diverses conditions climatiques, des variétés existantes et de créer des variétés nouvelles. En effet, il est possible, en conditions artificielles, de multiplier rapidement les générations et d'hybrider des plantes à dates de floraison différentes.

Les connaissances acquises sur les facteurs du milieu qui contrôlent le développement des Phanérogames nous frappent par la diversité des mécanismes régulateurs mis en jeu d'une espèce et même d'une variété à l'autre.

Cette diversité sur laquelle CHOUARD (1949, 1956-1957) a mis l'accent oblige à des comparaisons entre les diverses espèces ou variétés et à une étude approfondie de chacun des mécanismes.

Nous avons choisi deux variétés dans chacun des deux genres de Graminées fourragères : *Lolium* et *Dactylis*, qui sont très importants en agronomie.

Ces variétés ont été retenues car elles présentaient, d'après l'Institut National de la Recherche Agronomique, les développements les plus extrêmes parmi la gamme des variétés du genre. L'idée suivante nous a guidé au cours de cette étude : essayer d'analyser la diversité des mécanismes du développement de ces Graminées et tenter d'en préciser les modes d'action.

Pour cela, nous avons utilisé des semis échelonnés en champ, des cultures en conditions contrôlées et des traitements par l'acide gibbérellique. Une étude préliminaire permet de situer les conditions de floraison et de vérifier l'homogénéité des variétés utilisées. Puis les exigences de floraison sont déterminées le plus exactement possible, ce qui nous conduit à analyser le mécanisme de l'induction florale.

En condition naturelle, l'élongation caulinaire des Graminées étudiées est associée au développement floral et à l'inhibition des bourgeons latéraux latents aux différents nœuds de la tige ; cependant ces phénomènes morphologiques sont dissociables chez le Ray-grass cultivé en condition artificielle.

Ce travail a été effectué au laboratoire du Phytotron. Que notre maître, Monsieur le Professeur CHOUARD, veuille trouver ici l'expression de notre très vive gratitude et de notre respectueux attachement : l'intérêt qu'il a porté à notre travail en nous faisant profiter de sa grande expérience et la sympathie qu'il nous a toujours témoignée ont été pour nous le meilleur encouragement. Nous le remercions également d'avoir bien voulu nous faire l'honneur de présider le Jury de cette thèse.

Nos remerciements s'adressent aussi à Messieurs les Professeurs LEMÉE et NOZERAN qui nous ont donné de nombreux conseils et ont accepté, avec une grande obligeance, de juger notre travail.

Que Monsieur le Professeur PRAT soit très spécialement remercié d'avoir accepté de faire partie de ce Jury. Depuis notre voyage en Scandinavie, il a bien voulu s'intéresser à ces travaux et nous encourager de ses conseils.

C'est pour son précieux enseignement dont nous avons profité à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Nancy et son soutien actif que nous exprimons à Monsieur le Professeur GARNIER une grande reconnaissance.

Que nos compagnons des laboratoires de Gif-sur-Yvette et de l'I.N.R.A. veuillent trouver ici l'expression de notre gratitude pour leur sympathie agissante. Nous tenons spécialement à citer Madame IVART et Monsieur MOREAU pour l'aide précieuse qu'ils nous ont donnée dans les moments difficiles.

Nous remercions enfin Messieurs les Directeur et Administrateur du Centre National de la Recherche Scientifique pour l'aide matérielle qui nous a permis d'effectuer ce travail.

HISTORIQUE

La durée journalière d'éclairement ou photopériodicité et les variations saisonnières de température ou thermopériodicité de cycle annuel règlent le développement de nombreuses Graminées fourragères. L'importance agronomique de ces facteurs a suscité de nombreux travaux. Cependant le retour constant des chercheurs vers le même sujet démontre bien que les problèmes n'ont pas encore reçu de solution satisfaisante. En effet, ce n'est que progressivement que se dégagent des méthodes précises de travail et il est indispensable de les étudier pour comprendre l'évolution des recherches en ce domaine.

La floraison est le résultat d'un ensemble de processus complexes qui interfèrent entre eux. En premier lieu, il convient donc de caractériser les différentes étapes de la mise à fleur afin de déterminer les exigences photopériodiques ou de vernalisation nécessaires à leur réalisation. D'autre part, il faut définir, avec précision, le matériel expérimenté. Les plantes d'une même espèce ne présentent pas de génotypes semblables et peuvent ainsi réagir différemment aux conditions extérieures.

La plupart des expériences ont lieu en champ. La lumière, la température et l'humidité constituent alors un ensemble de facteurs dont les variations partiellement corrélatives sont cependant grandes, ce qui rend l'interprétation difficile. Ainsi, il est impossible de déterminer, en condition naturelle, si les exigences d'hiver sont dues à des besoins en basses températures ou en jours courts.

I. — LES MÉTHODES DE TRAVAIL.

a) LES ÉTAPES DE LA MISE A FLEUR ET LEURS DÉTERMINATIONS.

D'après KLEBS (1918), on peut distinguer trois étapes dans la mise à fleur d'une phanérogame.

1) *L'induction florale*, qui n'entraîne aucune modification visible morphologiquement mais provoque des transformations biochimiques inconnues actuellement.

2) *L'initiation florale*, c'est-à-dire la transformation morphologique du méristème apical induit qui passe de l'état végétatif à celui de primordia de fleurs.

3) *Le développement floral*, lorsque ce méristème initié se développe jusqu'à la production de fleurs.

Des caractéristiques morphologiques des stades de développement des Graminées ont été proposées, d'après l'*aspect du méristème apical*, par JONARD (1952), puis par STROUN (1956). Mais ces auteurs choisissent des stades difficiles à préciser et reconnaissent qu'il serait vain de chercher une caractéristique morphologique rigoureuse de l'accomplissement de telle ou telle étape du développement.

Cependant, EVANS (1940), SHARMAN (1945, 1947), COOPER (1951), JEATER (1956), ont déterminé, de façon précise, le moment de la transformation morphologique du méristème apical des Graminées prairiales lorsqu'il passe de l'état végétatif à l'état initié. En effet, durant la période de croissance, le méristème apical continue de donner naissance, en alternance régulière, à des initiales foliaires qui s'allongent ensuite pour former des feuilles complètes. Le premier signe morphologique de la formation des inflorescences est l'apparition, sur le méristème, de doubles rides résultant du développement des bourgeons situés aux aisselles des initiales foliaires. Peu après, ces initiales foliaires disparaissent et leurs bourgeons axillaires donnent naissance à des épillets ou à des inflorescences ramifiées.

D'autres critères morphologiques permettant d'apprécier le moment de passage du méristème apical des Graminées de l'état végétatif à l'état initié ont été envisagés.

Dans certains cas, *l'élongation rapide du méristème apical* précède l'apparition des doubles rides. D'après JEATER (1956), *Lolium perenne* présente un apex court durant l'hiver et le début du printemps. L'allongement de cet apex, avec une augmentation du nombre des primordia végétatifs, est le premier signe de l'initiation. Cependant l'apex de *Lolium multiflorum* ne subit qu'une élongation très peu marquée juste avant sa différenciation en doubles rides (SHARMAN, 1942).

Il ne semble pas non plus exister de relation entre *la vitesse d'apparition des feuilles* et la naissance des doubles rides (COOPER, 1956). Pour INNAMORATI (1959), la vitesse d'apparition des feuilles est pratiquement constante chez le Blé d'hiver quelle que soit la durée de la période de vernalisation et ne peut servir à caractériser les étapes du développement.

Une corrélation entre le stade de développement de l'Orge et le nombre de feuilles a été recherchée par ANDERSON (1952). Les résultats obtenus montrent qu'il existe, au champ, une relation entre le nombre de feuilles sur la talle principale et le stade de développement de l'inflorescence. Cependant ce critère est peu précis et ne peut servir à caractériser l'initiation.

En résumé, seules les dissections des talles d'une Graminée et l'examen de leur apex au microscope permettent de déterminer si les doubles rides sont apparues et de conclure à l'initiation. Toutes les autres méthodes sont approximatives.

b) LA DÉFINITION DU MATÉRIEL.

Chaque variété de Ray-grass (diploïde) et de Dactyle (tétraploïde) présente une hétérogénéité génétique plus ou moins accentuée et peut réagir différemment aux conditions extérieures, car la réaction photopériodique et aux basses températures correspond à des caractères polygéniques (COOPER, 1954).

A cause de son patrimoine de variabilité génétique, il peut arriver qu'une variété apparemment homogène, transférée en conditions artificielles, se scinde en un assez grand nombre de types divers. Dans cette gamme, il sera souvent possible de sélectionner de nouvelles lignées plus homogènes.

Cette hétérogénéité génétique peut être éliminée par l'emploi de clones. Mais il faut alors indiquer les conditions préalables dans lesquelles ces clones se sont développés et pouvoir apprécier leur âge physiologique au moment du prélèvement. Les résultats obtenus alors ne sont pas toujours généralisables.

c) LES MÉTHODES D'ANALYSE DES CONDITIONS DU DÉVELOPPEMENT.

Les semis échelonnés dans la nature ou en serre constituent la méthode la plus simple pour l'analyse des conditions du développement ; cependant *le transfert* en photopériodes différentes permet une étude plus précise des exigences de floraison. Différentes combinaisons de lumière et de température peuvent être obtenues par des études *en serre* et *chambre froide*. Cependant, bien souvent ces facteurs ne sont définis qu'avec approximation, le milieu nutritif et l'humidité ne sont pas contrôlés.

C'est pourquoi, seuls, les phytotrons réalisant les conditionnements lumineux, thermiques, hydriques, gazeux, les plus divers, permettent une étude physiologique rigoureuse.

II. — LES RÉSULTATS OBTENUS

a) LES EXIGENCES DE FLORAISON.

Suivant les méthodes de travail employées par les différents chercheurs, les exigences de floraison des Graminées fourragères ont été définies avec plus ou moins de précision.

La plupart des auteurs déterminent si ces Graminées requièrent des exigences hivernales, mais sans préciser si l'action inductrice est due aux jours courts, ou aux températures froides ou bien

à ces deux facteurs. Une étude précise de la bibliographie concernant ce phénomène n'est entreprise que pour les deux genres de Graminées fourragères analysés dans cette thèse.

TINCKER (1925), ALLARD et EVANS (1941), SPRAGUE (1948) placent le Ray-grass et le Dactyle dans la catégorie des plantes de journées longues mais sans préciser leurs besoins préalables.

D'après STEPANOV (1958) et BOMMER (1959), le Ray-grass et le Dactyle exigent pour fleurir d'être soumis aux conditions hivernales, mais celles-ci ne sont plus nécessaires pour certaines variétés de Ray-grass italien.

En effet, *Lolium multiflorum*, var. « Westerwold », n'a besoin, pour fleurir, ni de jours courts, ni de basses températures. L'épiaison de *Lolium rigidum* est accélérée par un prétraitement au froid ou en jours courts qui est indispensable pour les différentes variétés de *Lolium perenne* (COOPER, 1960a).

D'après COOPER (1960a), les jours courts ou le froid peuvent provoquer l'induction. Les exigences sont assez faibles pour les variétés de *Lolium perenne* de faible longévité telles que « Irish » et « New Zealand » mais beaucoup plus importantes pour les types pastoraux telles que « Kent » ou « S. 24 ». Un traitement de 8 semaines en jours courts (dès l'apparition de la première feuille) ou de 12 semaines au froid (de 0° à +3°C à l'état de semences en germination) permet la floraison de toutes les plantes de ces variétés après passage en journées longues. WIT (1955) obtient des résultats analogues en soumettant au froid à +2°C, pendant 90 jours, des semences de Ray-grass anglais en germination.

Cependant pour WYCHERLEY (1952) travaillant sur des clones de *Lolium perenne*, les jours courts associés aux basses températures sont indispensables pour provoquer l'induction ; l'examen des résultats de FEJER (1960) suggère qu'il en est de même pour sa population de Ray-grass.

Les études de WYCHERLEY (1952), GARDNER et LOOMIS (1953) sur des clones de Dactyle indiquent que, pour fleurir, ceux-ci doivent être soumis aux jours courts, aux températures froides puis aux jours longs. D'après FEDOROV (1955), il est impossible de vernaliser des semences de Dactyle car celui-ci n'est sensible à l'action du froid qu'après avoir atteint un certain stade de croissance. MORIYA (1956), WILSON (1959) étudient en condition naturelle les différentes talles du Dactyle et trouvent que le pourcentage de talles fertiles est élevé seulement pour celles formées de la fin de l'automne au milieu de l'hiver.

HANSON et SPRAGUE (1953) obtiennent aussi, en serre, la floraison du Dactyle par action des journées courtes à différentes températures (de 20° à 12°C) puis des jours longs et tièdes. Ces auteurs constatent que plus la température en jours courts est

basse, plus le pourcentage de floraison est important. Cependant 12°C ne peut être considéré comme une température capable de provoquer la vernalisation et pour ces races de Dactyle, l'exigence en températures basses paraît très réduite.

Les résultats obtenus par les différents auteurs pour caractériser les exigences de floraison du Ray-grass et du Dactyle ne sont pas concordants car les méthodes de travail sont en général différentes et peu précises.

b) LES MODIFICATIONS DE STRUCTURE DE L'INFLORESCENCE ET L'ÉMISSION DE TALLES LATÉRALES AUX DIFFÉRENTS NŒUDS DE LA TIGE.

Quelques auteurs ont constaté, chez différentes Graminées, des modifications de structure de l'inflorescence et l'émission de talles latérales aux différents nœuds de la tige mais sans préciser avec rigueur ces phénomènes.

D'après SHARMAN (1944), certains blés d'hiver présentent un aspect caractéristique, appelé « port en balais », qui provient de l'émission de ramifications latérales aux nœuds de la tige lorsque des températures élevées empêchent l'épiaison en journées longues. Ce port « en balais » et certaines modifications de structure de l'inflorescence seraient déterminés par des caractères génétiques mais ne se manifesteraient que sous certaines photopériodes en rapport avec la température. La ramification des épis de Céréales fut tout d'abord attribuée à l'afflux de matières nutritives, résultant d'une modification du rapport entre la croissance et le développement au cours des processus photostadiaux, puis à la nature des radiations lumineuses (STROUN, 1956, 1958).

L'induction expérimentale de la prolifération végétative des épillets de *Cynosurus cristatus* est provoquée, d'après WYCHERLEY (1954), par une période critique d'éclairement en jours longs, sans toutefois que le méristème terminal soit initié lorsque ces plantes sont transférées en jours courts. Pour cet auteur, les traitements précédant l'induction et l'âge de la plante jouent un rôle important. TINCKER (1925) constate que les épillets de Dactyle, à une photopériode proche de 12 heures d'éclairement, prolifèrent végétativement. COOPER (1951) observe quelquefois, à l'automne, des modifications dans la structure des épis de Ray-grass anglais.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

I. — MATÉRIEL

Le choix du matériel a été dicté par les préoccupations suivantes : nous avons voulu étudier les types de développement les plus extrêmes parmi les deux genres de Graminées fourragères *Lolium* et *Dactylis*. Ray-grass et Dactyle comprennent, en effet, à côté de variétés précoces et alternatives, des variétés tardives et non alternatives.

Nous désirions, en particulier, analyser si les variétés non alternatives requièrent successivement l'action des journées courtes pour devenir sensibles à l'action vernalisante du froid, puis la vernalisation pour devenir sensibles à l'action de floraison exercée alors par les jours longs.

A. LE GENRE *Lolium*.

En France, on rencontre quatre espèces de *Lolium*, allogames et diploïdes : *Lolium temulentum* L., *Lolium rigidum* Gaud., *Lolium multiflorum* Lam. (Ray-grass d'Italie) et *Lolium perenne* L. (Ray-grass anglais).

Des variétés ont été sélectionnées parmi les populations de *L. multiflorum* et de *L. perenne*.

Lolium multiflorum (1) est une plante annuelle ou bisannuelle de taille moyenne jusqu'à 1 m ; très vigoureuse, formant de grosses touffes compactes, dressées. L'inflorescence est un épi, les épillets comportent le plus souvent de neuf à douze fleurs présentant une glumelle inférieure aristée.

Le Ray-grass d'Italie possède de nombreuses variétés locales (Danemark, Irlande, Ecosse, France, Nouvelle Zélande). Il y a lieu de distinguer les variétés annuelles et bisannuelles, bien sélectionnées pour le caractère d'alternativité.

(1) *Aire de distribution et d'adaptation* : l'aire originelle comprend l'Europe méridionale et occidentale, l'Afrique du Nord et le Sud-Ouest asiatique. Mais *Lolium multiflorum* fut introduit dans toutes les régions tempérées et subtropicales du monde. Il est adapté au climat tempéré, humide et doux, aux sols fertiles.

Lolium perenne (1) est une plante vivace, de petite taille, mesurant jusqu'à 60 cm, glabre, formant des touffes compactes dressées. L'inflorescence est un épi, les épillets comportent de 6 à 10 fleurs présentant une glumelle inférieure non aristée.

Les variétés « commerciales » non sélectionnées sont érigées, dotées de tiges abondantes et ne persistent guère plus de deux ou trois ans. Des variétés améliorées ont été obtenues par les généticiens en Europe et en Nouvelle Zélande. On peut les grouper en deux catégories assez distinctes :

a) *variétés pour pâturage*. — Il s'agit de types à floraison tardive et à tallage abondant, qui produisent une forte proportion de feuilles et relativement peu de tiges.

b) *variétés bivalentes (pâturage-fauche)*. — Elles correspondent à un type de plus haute taille, plus érigé, à tallage plus abondant, plus persistant et beaucoup plus feuillu que le type « commercial ». Ces variétés sont tantôt précoces et tantôt tardives.

B. LE GENRE *Dactylis*.

On connaît une seule espèce de ce genre : *Dactylis glomerata* L. (2) (Dactyle aggloméré). Cependant il est possible de distinguer, dans celle-ci, des sous-espèces. Cette plante, généralement tétraploïde, présente, en effet, des types diploïdes.

Dactylis glomerata est une plante vivace.

L'inflorescence est ramifiée et unilatérale. Les épillets en groupes compacts (glomérules) comprennent trois ou quatre fleurs.

Les différentes variétés, obtenues par sélection, se classent suivant les caractères de précocité de la pousse.

C. CHOIX DU MATÉRIEL.

a) *Les Ray-grass*.

Nous avons choisi deux espèces différentes de *Lolium* car *Lolium multiflorum* et *perenne* appartiennent à un même ensemble botanique dont ils constituent deux types extrêmes.

En effet, les croisements naturels ou artificiels entre ces deux espèces sont aisés et les descendance fertiles ; il existe une gamme étendue de formes parmi les hybrides.

(1) *L'aire de distribution comprend l'Europe et l'Asie tempérées. L. perenne fut introduit en Amérique du Nord et du Sud, en Australie et en Nouvelle Zélande. Il supporte mieux le froid que le Ray-grass d'Italie.*

(2) *Aire de distribution et d'adaptation.* Le Dactyle est indigène en Europe, en Afrique du Nord, et dans les parties tempérées de l'Asie. Il est introduit dans toutes les régions tempérées du globe.

1° *Lolium multiflorum*, variété « Westerwold barenza ». — Cette variété feuillue, annuelle, à croissance rapide, provient des Pays-Bas. Elle est employée pour les prairies temporaires d'un an destinées à la fauche.

2° *Lolium perenne*, variété « Melle pâture ». — Cette variété tardive et non alternative a été sélectionnée en Belgique. Elle est adaptée au pâturage.

b) *Les Dactyles.*

Deux variétés de Dactyle ont été utilisées : « germinal » (variété précoce) et « prairial » (variété tardive). Elles étaient considérées à l'I.N.R.A., la première comme alternative, c'est-à-dire capable d'épier en été après un semis de printemps, la seconde comme non alternative. Mais nos expériences en champ ont montré qu'il n'y avait pas eu de sélection valable pour le caractère d'alternativité.

En conditions contrôlées, nous avons donc utilisé les lignées issues des plantes $1D_2$ et $R_{9,1}$ après trois ou deux générations d'auto-fécondation. La plante origine $1D_2$ a été prélevée dans les Basses-Pyrénées et la lignée qui en est issue a servi à créer la variété « germinal » ; la plante $R_{9,1}$ a été prélevée dans la région de Rouen et la lignée qui en est issue a servi à créer la variété « prairial ».

II. — TECHNIQUES

A. TECHNIQUES DE CULTURE.

Nous avons cultivé ces plantes en conditions naturelles et artificielles. Pour les études en condition naturelle, 4 à 5 semences étaient déposées dans de petits pots en tourbe contenant de la terre franche. Lorsque les plantules présentaient 3 à 4 feuilles, elles étaient arrachées de manière à laisser une plante par pot. Puis ces pots étaient placés au champ suivant un dispositif en carrés latins. 400 plantes de chaque variété formaient un carré latin dont chaque parcelle élémentaire comprenait 25 plantes placées tous les 25 cm. Les notations d'épiaison étaient faites dans les quatre parcelles centrales, les parcelles de bordure servant au prélèvement des plantes.

Pour les études en serre, les semences étaient mises à germer en boîtes de Pétri. A l'apparition de la première feuille, les plantules étaient repiquées en pots de 12 cm de diamètre. Ces pots contenaient soit un mélange en partie égale de terre franche et de terreau, soit de la laine de verre recouverte d'une couche de vermiculite.

Le milieu nutritif du Phytotron employé alors était le suivant :

à chaque litre d'eau désionisée, on ajoutait deux centimètres cubes des solutions mères A, B, C.

Solution mère A. — Par 5 litres d'eau désionisée :

NO_3K	1000 g.
$\text{PO}_4\text{H}_2\text{K}$	500 g.
BO_3H_3	7,5 g.
$(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot \text{H}_2\text{O}$	0,1 g.

Solution mère B. — Par 5 litres d'eau désionisée :

$\text{SO}_4\text{Mg} \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	1250 g.
$\text{SO}_4\text{Mn} \cdot \text{H}_2\text{O}$	4,25 g.
$\text{SO}_4\text{Zn} \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,75 g.
$\text{SO}_4\text{Cu} \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	0,3 g.

Solution mère C. — Par 5 litres d'eau désionisée :

$\text{Ca} (\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	3000 g.
ClK	20 g.
$\text{C}_6\text{H}_5\text{O}_7\text{Fe}$	85 g.

Les 8 premiers jours, suivant le repiquage, la solution était diluée de moitié.

B. TECHNIQUES UTILISÉES POUR LA RÉALISATION DES TRAITEMENTS LUMINEUX OU THERMIQUES.

Toutes nos expériences ont été réalisées dans les installations du laboratoire du Phytotron, de décembre 1959 à avril 1962. Les techniques utilisées pour la réalisation des traitements photopériodiques et de vernalisation ont suivi l'amélioration des possibilités de travail dans ce laboratoire.

1. Les traitements photopériodiques

Ces traitements furent réalisés, suivant les expériences, dans trois serres différentes.

a) Serre de l'esplanade du Phytotron.

Les plantes, placées sur des chariots, recevaient 8 heures de lumière naturelle de 9 heures à 17 heures. Un complément de lumière artificielle de durée déterminée (2, 4, 6, 8, 16 heures) pouvait être donné dans d'autres salles. Ce complément était fourni par des lampes à incandescence de 40 watts (Mazda) et des tubes Blanc Soleil de Luxe donnant une intensité d'environ 200 lux au niveau des pots. Les jours continus étaient réalisés à l'intérieur de la serre au moyen d'un éclairage d'appoint, d'une intensité d'environ 150 lux, donné par des lampes à incandescence « Mazda » de 40 watts. La température de la serre était assez variable, la moyenne annuelle variant de 20° à 24°C, les températures minima étant, en général, supérieures à 12°C.

b) *Grandes Serres du Château.*

Les jours courts comportaient 9 heures de lumière diurne et en hiver, un supplément de lumière était fourni, durant la photopériode, pour compenser la faible luminosité. Les plantes, soumises aux jours continus, recevaient un appoint de lumière d'une intensité d'environ 250 lux. La température de cette serre était plus constante que la précédente, la moyenne annuelle se situant aux environs de 23°C ; les températures les plus basses étant supérieures à 14°C.

c) *Super-serres et sous-sol du Phytotron.*

Les jours courts comportaient 9 heures de lumière naturelle. Mais ne disposant pas de lumière artificielle continue, nous avons été contraints d'utiliser le sous-sol du Phytotron en y installant un cadre comportant un éclairage par incandescence et fluorescence qui fournissait une intensité lumineuse d'environ 12 000 lux au niveau des pots. Les dimensions de ce cadre étaient les suivantes : longueur 1,50 m, largeur 1 m ; 16 tubes fluorescents de 65 watts « Blanc Super » étaient placés en alternance avec 43 lampes à incandescence de 15 watts (disposées entre les tubes en 2 rangées de 8 et 3 rangées de 9). La température des Super-serres variait de 20° à 25°C le jour et était de 15°C la nuit. Dans le sous-sol du Phytotron, la température, sous notre dispositif, variait entre 18° et 26°C.

2. Conditions de la vernalisation

Dans les expériences en champ, les plantes ont été soumises au froid de l'hiver. Pour les autres expériences, les plantes ont été placées dans des chambres froides à 0°, +3°, +7°C ; la photopériode était déterminée par la saison : car ces chambres étaient exposées à la lumière naturelle. C'est pourquoi nous avons réalisé un dispositif, dans la chambre à +3°C, qui permettait de soumettre les plantes aux jours courts ou aux jours continus. Une carcasse, en cornières perforées, de 1,50 m sur 50 cm et de hauteur 90 cm soutenait, à 20 cm du sol, un plancher en fibrociment et à 70 cm deux lampes « Mazda » de 40 watts. Un rideau noir et un interrupteur horaire « Cotna » permettaient d'obtenir la photopériode désirée.

C. TECHNIQUES DE L'ANALYSE MORPHOLOGIQUE DU DÉVELOPPEMENT

L'étude du développement doit se référer à des critères précis pour qu'on puisse en déterminer les étapes. Dans l'état actuel de nos connaissances, seuls, certains critères morphologiques sont caractéristiques. Plusieurs stades de développement ont été définis

en se basant sur les changements morphologiques du méristème apical.

D'après STROUN (1956), on peut distinguer, chez le Blé, 12 étapes dans l'évolution de l'apex alors que JONARD (1952) n'en distingue que quatre mais comportant de nombreuses étapes intermédiaires. Les chercheurs de l'I.N.R.A. ont transposé les stades de JONARD établis sur le Blé en condition naturelle aux Graminées fourragères. Mais cette classification, en stades A, B, C, D ou autres (JACQUARD, 1960), ne nous paraît pas correspondre à une réalité physiologique rigoureuse. Nous avons, en effet, constaté que la tige peut commencer à s'allonger sans initiation ; et ce n'est pas « au moment où se produit la différenciation du sommet végétatif que la partie supérieure du plateau de tallage manifeste un début de croissance » (Stade A).

D'autres auteurs comme JEATER (1956) et BOMMER (1959) ont proposé six stades de différenciation de l'apex en rapport avec le développement des Graminées fourragères. Mais les stades choisis ne sont pas identiques pour ces deux chercheurs. C'est pourquoi nous nous sommes attachés à repérer, d'une façon précise, deux stades caractéristiques du développement : l'apparition des « doubles rides » qui marque le début repérable de l'initiation florale et l'épiaison.

Les stades intermédiaires entre l'initiation et l'épiaison ne seront envisagés que dans des études particulières.

1. Détermination de l'initiation florale.

Nous avons mis au point une technique simple permettant au laboratoire une observation rapide du méristème apical car, chez les Graminées, le méristème apical est situé jusqu'à l'épiaison à l'intérieur des gaines foliaires entourant la tige.

La talle à examiner est séparée de la plante au niveau du collet, puis la partie supérieure des limbes foliaires est supprimée. Une coupe longitudinale, ne passant pas exactement par le milieu, est réalisée avec une lame de rasoir. Au sommet de la tige, souvent peu développée, apparaissent alors les jeunes feuilles recouvrant le méristème apical. Avec un scalpel, on sépare, de la tige, l'ensemble des jeunes feuilles contenant l'apex. Puis, sous une loupe binoculaire, à l'aide de deux aiguilles lancéolée et montée, les jeunes feuilles sont écartées et l'apex apparaît. Il est isolé et déposé sur une lame dans une goutte d'eau. Après une minute environ, l'aspect morphologique de ce méristème est examiné au microscope à un grossissement d'environ 100. Cette observation permet de déterminer si l'initiation est apparue.

En effet, pendant la période de croissance, le point végétatif continue de donner naissance en alternance régulière à des ini-

tiales foliaires (Planche I, 1-3) qui s'allongeront ensuite pour former des feuilles complètes. Le premier signe morphologique de la formation des inflorescences est l'apparition, sur le point végétatif, des « doubles rides » résultant du développement des bourgeons situés aux aisselles des initiales foliaires (Planche I, 2). La première double ride apparaît presque au milieu de l'apex puis la différenciation se produit dans les directions acropète et basipète. Peu après, ces initiales foliaires disparaissent totalement (stade « Primordia », Planche I, 4), et leurs bourgeons axillaires donnent naissance à des épillets ou à une panicule. Le développement de l'épillet s'accompagne d'une elongation des entre-nœuds de la tige, suivie de la sortie de l'inflorescence : c'est l'épiaison.

Le stade double ride, qui demeure pendant 2 à 4 jours chez le *Lolium*, est caractéristique, mais il est très difficile à apercevoir chez le Dactyle : car le jeune bourgeon est au début recouvert par l'initiale foliaire. Et ce bourgeon devient visible presque au moment où l'initiale foliaire a complètement disparu.

Ainsi, pour cette plante, le stade « primordia » servira à caractériser l'initiation.

Une plante était considérée comme initiée lorsque l'apex de la talle principale était au stade « double ride » ou « primordia ».

2. Détermination de l'épiaison

L'épiaison est très facile à observer morphologiquement puisqu'à ce moment l'épi se dégage de la gaine foliaire. Pour chaque talle, l'épiaison marque l'arrêt de la formation de bourgeons végétatifs nouveaux et empêche en outre l'émission de nouvelles talles à partir des bourgeons déjà formés. L'épiaison a été notée, pour une plante, lorsque la talle la plus précoce avait à moitié dégagé son épi de la gaine foliaire.

La floraison et la maturation ne sont pas étudiées d'une façon systématique, l'influence de la qualité de la lumière (spectrostade) et du niveau d'intensité lumineuse (ergostade) définie par MATHON (1960) nous paraissant difficile à vérifier dans l'état actuel de nos dispositifs expérimentaux.

3. Détermination des stades intermédiaires entre initiation et epiaison.

Pour certaines talles de Ray-grass, nous avons voulu suivre l'évolution du méristème initié ; les stades suivants ont alors été définis.

1. *Stade primordia* : l'ébauche foliaire a disparu et il ne reste plus que le bourgeon axillaire ;

2. *Stade rides de glumes* (1) : les primordia se développent en donnant deux protubérances semblables aux ébauches foliaires ;

3. *Stade rides de glumelles* : d'autres rides apparaissent ;

4. *Stade d'anthèse* : toutes les glumes et glumelles sont allongées et couvrent les fleurs dont les anthères commencent à s'individualiser, l'ovaire se différenciant.

L'évolution du méristème initié du Dactyle est beaucoup plus compliquée car son inflorescence est ramifiée.

D. TRAITEMENTS PAR L'ACIDE GIBBÉRELLEMIQUE

Des traitements, par l'acide gibbéréllique, ont été employés pour accentuer l'élongation des tiges de *Lolium*, placées en dyspériodes, et tenter de provoquer l'initiation florale. Les traitements suivants ont été comparés : pulvérisation d'une solution sur les feuilles, adjonction au milieu nutritif, dépôt de gouttes entre la gaine et le pétiole et à la surface inférieure de la feuille.

TABLEAU I

Longueur de la tige principale de *Lolium multiflorum*, traitée par 300 γ d'A.G., en fonction des différentes modalités de traitement.

Traitement	Date des mesures	Longueur moyenne (2) des tiges en cm
Témoins		1,9
Adjonction au milieu nutritif	12/10/61	8,2
Pulvérisation	6/5/61	19,1
Dépôts de gouttes	10/ 3/61	31,4

Une seule talle de chaque plante de *Lolium multiflorum*, élevée depuis 4 mois en journées courtes, était conservée puis traitée chaque semaine et ceci durant 6 semaines par 1 cm³ de solution contenant 50 γ d'acide gibbéréllique.

Chaque modalité de traitement comprenait 10 plantes et une semaine après la fin des traitements, la longueur des tiges était mesurée.

Ces résultats montrent que les meilleures réactions sont obtenues par le dépôt de gouttes entre la gaine et le pétiole et à la surface inférieure de la feuille. Un sel de potassium de l'acide gibbéréllique à 75% était employé et provenait des laboratoires « Nutritional Biochemicals Corporation ».

(1) Deux protubérances apparaissent, l'une donnera une glume, l'autre avortera.

(2) Chiffres : moyenne de 10 mesures.

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDES PRÉLIMINAIRES SUR LES CONDITIONS DE FLORAISON ET CONTROLE DE L'HOMOGÉNÉITE DES VARIÉTÉS

Les principaux critères de sélection des variétés de Graminées fourragères ont été la résistance aux accidents biologiques ou climatiques, la précocité et la productivité des plantes. Ces différents critères sont sans rapport direct avec le caractère d'alternativité. Les différentes plantes d'une variété étant hétérogènes au point de vue génétique, on pouvait concevoir qu'il existait, à l'intérieur des variétés, plusieurs races comportant des exigences de floraison différentes. Il était donc indispensable, dans un travail préliminaire, d'essayer de situer les besoins de la floraison et de vérifier l'homogénéité des variétés. Deux séries d'expériences ont été réalisées ; les unes en conditions naturelles avec des semis échelonnés, les autres en serre et chambres froides avec vingt combinaisons de traitements différents.

A. — LES EXPÉRIENCES EN CONDITIONS NATURELLES

Les quatre variétés choisies furent semées dans des pots de tourbe (1), à des époques différentes, puis repiquées au champ. Nous avons réalisé un semis précoce de printemps, au milieu du mois de mars, et un semis tardif d'automne, fin septembre. Ces dates extrêmes ont été choisies pour permettre de déterminer les exigences hivernales.

Les notations d'épiaison pour 100 plantes furent réalisées dans les quatre parcelles centrales des carrés latins. Les talles disséquées pour déceler l'initiation florale furent prélevées dans les parcelles de bordure des carrés latins.

Les caractéristiques d'initiation et d'épiaison (date moyenne d'épiaison et pourcentage de plantes épiant) sont données pour le semis précoce de printemps dans le tableau II et pour le semis tardif d'automne dans le tableau III.

(1) La tourbe se désagrège dans le sol et permet un repiquage facile sans abimer le système racinaire.

TABLEAU II
Caractéristiques d'initiation et d'épiaison d'un semis précoce de printemps

Variétés	Date du semis	Date du repiquage	1 ^{re} année 1960						2 ^e année 1961					
			date moyenne d'épiaison (1)	durée de la période d'épiaison en jours	nombre de plantes épiant	nombre total	% épiaison	début d'initiation	date moyenne d'épiaison	durée de la période d'épiaison	nombre de plantes épiant	nombre total	% épiaison	
W.B.	18/3/60	12/5/60	15/6/60	14	98	98	100							
M.P.	19/3/60	11/6/60			0	97	0	26/4/61	15/6/61	26	97	97	100	
G	20/3/60	11/6/60	2/8/60	23	24	98	24,4	3/3/61	14/4/61	18	98	98	100	
P	20/3/60	11/6/60	12/8/60	36	24	100	24	14/3/61	10/5/61	26	100	100	100	

(1) Lorsque la floraison a lieu pour toutes les plantes considérées, la date moyenne d'épiaison est la date d'épiaison d'environ 50 % des plantes.

Si la floraison est partielle, la date moyenne d'épiaison représente le milieu de la durée de la période d'épiaison.

W.B. = *Lolium multiflorum*, var. « Westervold Barenza », — M.P. = *Lolium perenne*, var. « Melle pâture », — G. = Dactyle, var. « Germinal », — P = Dactyle, var. « Prairial ».

1) CARACTÉRISTIQUES DU DÉVELOPPEMENT DE *Lolium multiflorum*.

La variété « Westerwold barenza » se révèle particulièrement homogène et est alternative. L'initiation florale débute lorsque la durée du jour atteint 12 heures d'éclairement. Un semis de prin-

TABLEAU III

Caractéristiques d'initiation et d'épiaison d'un semis tardif d'automne.

Variétés	Semis	Repiquage	Début d'initiation	Date moyenne (1) d'épiaison	Durée période épiaison en jours	Nombre de plantes épiant	Nombre total	% épiaison
W.B.	27/9/60	13/3/61	22/4/61	16/5/61	13	100	100	100
M.P.	28/9/60	12/4/61		20/6/61	29	99	99	100
G	28/9/60	12/4/61		21/6/61	38	73	100	73
P	28/9/60	12/4/61		15/7/61	42	85	100	85

(1) Lorsque la floraison a lieu pour toutes les plantes considérées, la date moyenne d'épiaison est la date d'épiaison d'environ 50 % des plantes.

Si la floraison est partielle, la date moyenne d'épiaison représente le milieu de la durée de la période d'épiaison.

W.B. = *Lolium multiflorum*, var. « Westerwold barenza ». — M.P. = *Lolium perenne*, var. « Melle pâture ». — G. = Dactyle, var. « Germinal ». — P. = Dactyle, var. « Prairial ».

temps permet, au cours de l'été, l'épiaison de toutes les plantes ; un semis d'automne, une épiaison plus précoce d'un mois environ. Cette précocité d'épiaison du semis d'automne pouvait être attribuée soit à une croissance plus grande des plantes, soit à l'action des jours courts et du froid. L'étalement de la période d'épiaison pour les deux dates de semis est relativement courte (14 jours).

2) CARACTÉRISTIQUES DU DÉVELOPPEMENT DE *Lolium perenne*.

Les plantes de la variété « Melle pâture » ne donnent aucun épi l'année du semis de printemps. La dissection d'une cinquantaine de talles tous les mois, réalisée de juillet à novembre 1960 ne nous a pas permis de déceler l'apparition des « doubles rides ». L'année suivant celle du semis de printemps ou après un semis tardif d'automne, on constate l'épiaison de toutes les plantes. Cette épiaison se situe au milieu de juin et son étalement porte sur une période de 28 jours. L'initiation florale a lieu fin avril,

lorsque la durée d'éclairement dépasse 14 heures. Cette variété est homogène mais non alternative. Les exigences hivernales ne seraient pas très grandes, car un semis *tardif* d'automne permet encore l'année suivante l'épiaison de toutes les plantes.

3) CARACTÉRISTIQUES DU DÉVELOPPEMENT DE *Dactylis glomerata*.

L'année du semis de printemps, 24% des Dactyles des variétés « germinal » et « prairial » épient. La fig. 1 indique les variations de la durée du jour légal et des températures minima d'avril à septembre 1960 à Gif-sur-Yvette. Une température nocturne assez fraîche en jours longs semble donc capable de provoquer l'induction de certains Dactyles.

L'année suivant celle du semis de printemps, toutes les plantes épient et seules les jeunes tiges restent végétatives. Mais un semis *tardif* d'automne ne permet l'épiaison que de 73% des plan-

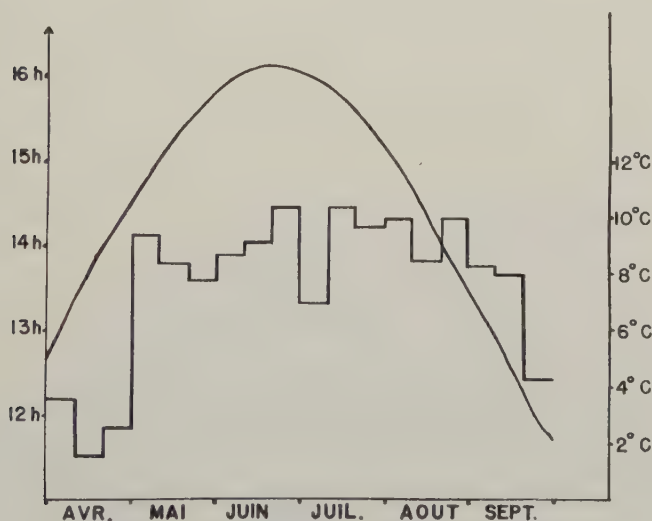


Fig. 1. — Variation de la photopériode en fonction des températures minima.

tes de la variété précoce et de 85% de celles de la variété tardive. Il n'y a donc pas eu de sélection valable, pour les exigences de floraison, dans ces deux variétés car chacune d'elles comprend toute une gamme de plantes à exigences hivernales plus ou moins accentuées. Les unes requièrent de longs traitements hivernaux, d'autres pas, et il existe toute une série d'intermédiaires. Seule la

précocité plus ou moins grande de l'initiation et de l'épiaison (différence de 1 mois environ) permet de différencier la variété « germinal » (précoce) de la variété « prairial » (tardive).

B. — LES EXPÉRIENCES EN CONDITIONS CONTRÔLÉES

Nous avons élevé en pots, à partir du semis, 200 plantes par variété. Ces nombreux échantillons ont permis de soumettre ces plantes, à ces âges différents, à des successions diverses de jours continus, de jours courts, au tiède ou au froid réalisant ainsi 20 combinaisons différentes (fig. 2). Ces traitements furent effectués dans la serre de l'Esplanade du Phytotron et en chambre froide à $+3^{\circ}\text{C}$.

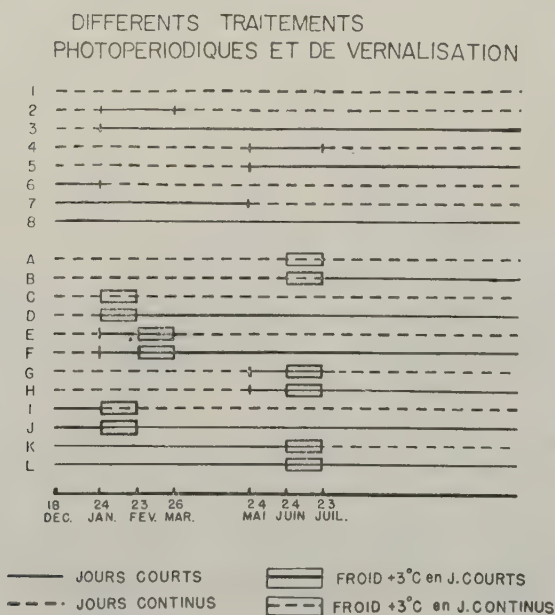


Fig. 2. — Graphique des différents traitements en conditions contrôlées auxquels furent soumises les plantes des 4 variétés.

1) RÉACTION DE *Lolium multiflorum* AUX DIFFÉRENTS TRAITEMENTS.

a) Les besoins de floraison.

La variété « Westerwold barenza » donne des réponses parfaitement homogènes chez tous les individus traités (tableau IV).

Cette plante n'a aucun besoin de vernalisation, mais elle exige pour fleurir les journées longues et ce besoin est strictement absolu.

Lorsque les jours continus sont donnés dès le semis, 58 jours sont nécessaires de la levée à l'épiaison, mais ces exigences diminuent lorsque la plante vieillit.

TABLEAU IV

Traitements permettant la floraison de Lolium multiflorum et âge moyen de la plante en jours à l'épiaison. (Traitements effectués de décembre 1959 à octobre 1960).

Traitements		Âge moyen de la plante en jours à l'épiaison	Nombre de plantes épiées	Pour- centage de flo- raison
N°	Conditions			
1 et autres	JL (58)	58	103	100
G	JL (25) F (31) JL (30)	86	14	100
6	JC (25) JL (61)	86	15	100
I	JC (25) F (31) JL (35)	91	13	100
2	JL (25) JC (60) JL (29)	114	15	100
E	JL (25) JC (30) F (30) JL (29)	114	15	100
7	JC (145) JL (30)	175	12	100
K	JC (180) F (30) JL (30)	240	9	100

b) Comportement des plantes végétatives.

En journée courte, il n'y a aucune transformation du méristème apical qui demeure végétatif et continue de donner naissance à des ébauches foliaires. Dans ces conditions, les plantes restent en rosette jusqu'au cinquième mois; puis les talles les plus âgées s'allongent et leurs tiges présentent des entre-nœuds dont le nombre (2 à 8) et la longueur sont variables. Vers le dixième mois, les entre-nœuds du sommet de la tige deviennent ou restent très courts et à chaque nœud, il y a émission de nouvelles talles puis de racines aériennes. Des rosettes perchées de talles se forment alors (Planche II,

1). Du 11^e au 14^e mois, ces talles se dessèchent et meurent. Bouturées, au stade jeune, celles-ci s'enracinent et se développent (1).

Nous avons essayé d'analyser les différents stades d'élongation de la tige. Mais cette étude est difficile en raison de l'hétérogénéité génétique du matériel. C'est pourquoi les mesures de longueur et du nombre d'entre-nœuds de la talle principale des différentes plantes, ont été effectuées uniquement au début et à la fin de la manifestation de ce phénomène (tableau V).

TABLEAU V

Longueur et nombre d'entre-nœuds des tiges en fonction de l'âge approximatif des talles.

Age approximatif de la talle	Nombre de talles examinées	Nombre d'entre-nœuds			Longueur de la tige en cm		
		mini-mum	mo-yen	maxi-mum	mini-mum	mo-yenne	maxi-mum
6 mois (1)	10	2	5,3	8	1,2	2,7	5,9
11 à 14 mois	10	4	9,1	17	4,1	7,6	17

— Les entre-nœuds très courts, de longueur inférieure à 3 mm du début de la tige, n'étaient pas comptés.

(1) Les talles étaient coupées longitudinalement pour permettre une mesure précise.

Les méristèmes terminaux de 5 talles présentant une tige bien développée, prélevée au hasard, furent examinés, la première semaine de chaque mois, du 5^e au 13^e mois. Seul un méristème, sur les 44 examinés, présentait, au 8^e mois, des doubles rides.

Une talle peut donc différencier une tige avec des entre-nœuds nombreux et courts tout en conservant un méristème apical morphologiquement végétatif.

2) RÉACTION DE *Lolium perenne* AUX DIFFÉRENTS TRAITEMENTS.

a) Les besoins de floraison.

Le Ray-grass anglais, var. « Melle pâture », est remarquable par l'importance et la complexité de ses exigences de floraison. Il lui faut une séquence en trois termes dans un ordre indispensable : journées courtes, réfrigération, journées longues (tableau VI). Une seule de ces conditions inversée empêche la mise à fleur de

(1) 41 plantes sont mortes entre le 10^e et le 14^e mois : mais 7 ont survécu durant plus de 6 mois car leur tige très courte a permis à la rosette de talles de s'enraciner dans le sol et d'échapper à la mort.

se produire. Notre durée de réfrigération (1 mois à $+3^{\circ}\text{C}$) ou de jours courts préalables étant insuffisante, nous n'avons obtenu l'épiaison que de 25 à 37% des plantes (4% des plantes épient si elles sont soumises aux jours courts puis aux jours longs sans réfrigération).

TABLEAU VI

Traitements permettant la mise à fleur de Lolium perenne. (Traitements effectués de décembre 1959 à septembre 1960).

Traitements		Age moyen de la plante en jours à l'épiaison	Nombre de plantes épiées	Nombre total	Pourcentage d'épiaison
N°	Conditions				
I	JC (25) F (31) JL (59)	115	7	19	36
E	JL (25) JC (31) F (30) JL (69)	115	5	15	33
2	JL (25) JC (60) JL (89)	174	1	15	4
7	JC (150) JL		0	10	
G	JL (150) JC (30) F (30) JL (65)	275	2	8	25
K	JC (180) F (30) JL (62)	272	3	8	37

b) Comportement des plantes végétatives.

Lorsque les conditions photopériodiques ou de vernalisation ne permettent pas l'initiation florale, les talles les plus âgées des plantes différencient une tige comportant des entre nœuds dont le nombre et la longueur sont encore plus variables que chez *Lolium multiflorum*.

Vers le 10^e mois, les entre-nœuds du sommet de la tige deviennent plus courts et émettent, à l'aisselle de nœuds, des talles puis des racines nodales (Planche II, 2). Les tiges marcottées permettent aux talles de s'enraciner et de reprendre une croissance vigoureuse. L'élongation de la tige est très variable d'une talle à l'autre, et il est difficile d'en suivre l'évolution en différentes photopériodes. Cependant les plantes toujours en journées courtes

présentent une élongation moins rapide et moins accentuée que celles placées en journées continues.

Les talles de *Lolium perenne*, contrairement à celles de *Lolium multiflorum*, survivent après plus d'un an de culture. La tige continue à produire des entre-nœuds courts qui s'allongent ensuite et à l'aisselle des nœuds apparaissent de nouvelles talles.

L'examen des méristèmes terminaux de 5 de ces tiges allongées, prélevées au hasard tous les mois, du sixième au quinzième mois, montre toujours des apex végétatifs.

3) RÉACTION DE *Dactylis glomerata* AUX DIFFÉRENTS TRAITEMENTS.

Les deux races de Dactyle étudiées en serre et chambre froide posent un autre problème. Sur les 400 plantes soumises aux différents traitements, une seule plante (1), élevée en jours continus, a fleuri après 5 mois. Toutes les autres plantes sont demeurées végétatives et en rosettes.

La dissection d'une dizaine de talles prélevées au hasard tous les mois, du 5^e au 12^e mois, dans les différents lots, n'a jamais permis de trouver un apex initié.

Ces expériences ont été reprises à l'I.N.R.A., avec d'autres variétés de Dactyle, de novembre 1960 à juin 1961, et ont donné des résultats identiques (PFITZENMEYER C., 1961).

Nous avons alors émis les hypothèses suivantes pour tenter d'expliquer ces résultats :

1) la durée de réfrigération (1 mois à $+3^{\circ}\text{C}$) ou les alternances de température entre le jour et la nuit pouvaient être insuffisantes.

2) Les plantes étaient élevées en pots et la lumière naturelle ne leur parvenait qu'après avoir traversé les vitres de la serre. Une nutrition insuffisante ou certaines déficiences de la lumière pouvaient être responsables de l'absence d'épiaison.

Un Dactyle qui est végétatif demeure en rosette (2). Il ne présente pas en vieillissant de phénomène d'élongation de la tige comme le Ray-grass.

(1) Les semences issues du seul Dactyle qui fleurit en serre furent mises à germer. 39 plantes ont été ainsi obtenues dont 5 fleurirent en jours continus (la talle principale et une ou deux talles secondaires seulement épièrent).

(2) La pulvérisation de solution d'acide gibbéréllique sur dix talles de Dactyle âgées de 1 an (100 γ par semaine et ceci pendant 8 semaines) provoque surtout une grande élongation des feuilles et une inhibition du tallage, mais les tiges s'allongent à peine.

C. — CONCLUSION

En condition naturelle, les variétés de *Lolium* expérimentées sont homogènes et les résultats en conditions contrôlées prouvent que *Lolium multiflorum* exige, pour fleurir, obligatoirement mais uniquement, les journées longues, alors que *Lolium perenne* requiert la séquence : jours courts, réfrigération, journées longues.

Les variétés de Dactyle, placées en condition naturelle, sont hétérogènes. 24 % des plantes fleurissent en journées longues avec les alternances de température du printemps et 20 % environ exigent une durée de basse température supérieure à celle fournie par un semis en octobre.

En serre, nous n'avons pas obtenu la floraison du Dactyle. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce fait : une durée insuffisante de réfrigération, l'absence de températures alternées, une nutrition trop faible ou une déficience de la lumière.

Les talles de Ray-grass, placées dans des conditions qui ne permettent pas l'initiation de leurs ébauches florales, présentent une tige qui ne commence guère à s'allonger qu'au 5^e mois. Puis il y a émission, à certains nœuds de cette tige, de ramifications latérales en position alterne.

Le Dactyle, au contraire, demeure en rosette, lorsque son méristème terminal n'est pas initié.

CHAPITRE II

DÉTERMINATION DES EXIGENCES DE FLORAISON

Les deux variétés de *Lolium*, dont nous avons précisé les conditions de floraison et l'homogénéité, constituent un bon matériel pour analyser d'une part l'action de la journée longue et d'autre part le mécanisme de la séquence : jours courts, réfrigération, journées longues.

La grande variabilité de réponse du Dactyle servira à montrer la complexité des mécanismes de floraison pour certaines espèces.

A. — INDUCTION, INITIATION ET DÉVELOPPEMENT FLORAL COMMANDÉS PAR LES JOURNÉES LONGUES : *LOLIUM MULTIFLORUM*

Lolium multiflorum possède, dans la graine, un ensemble de caractères biochimiques, jusqu'ici inconnu, qui lui permettent d'effectuer la totalité de son développement en journées longues.

Les deux repères morphologiques utilisés pour caractériser le développement sont l'initiation florale et l'épiaison. Les temps nécessaires à leur réalisation, à partir de la levée, sont déterminés en jours continus puis en durée d'éclairement journalier décroissant.

1) APPARITION DE L'INITIATION EN JOURS CONTINUS.

Nous avons réalisé les jours continus, soit en lumière naturelle de printemps ou d'automne, avec un complément de lumière artificielle (serre de l'esplanade) ; soit uniquement en lumière artificielle (intensité de 12 000 lux).

Les plantes étaient divisées, pour chaque expérience, en 6 lots de 10. Après des durées variables de jours continus, la talle principale de chaque plante était disséquée et le méristème apical examiné.

Les résultats obtenus figurent dans le tableau VII.

La majorité des plantes initie leurs ébauches florales entre le 30^e et le 36^e jour. Cependant la durée nécessaire à l'apparition de l'initiation est augmentée lorsque la lumière trophique provient des jours d'automne.

TABLEAU VII

Nombre de jours continus nécessaire, depuis le semis, à l'apparition de l'initiation, chez Lolium multiflorum, suivant la nature de l'éclairement trophique.

INITIATION FLORALE suivant la nature de l'éclairement trophique	Age de la plante en jours	Nombre de talles disséquées	Nombre de talles initées
INITIATION avec la luminosité du printemps.	15	10	0
	20	9	0
	25	10	1
	31	10	7
	36	10	9
Levée 4/3/60	40	10	10
INITIATION avec la luminosité d'automne	15	10	0
	21	10	0
	25	8	0
	30	10	3
	35	10	3
Levée 8/10/61	41	10	9
INITIATION en lumière artifi- cielle (12 000 lux)	15	10	0
	22	10	0
	26	10	3
	31	10	5
	36	10	8
Levée 10/10/61	42	10	10

2) DÉTERMINATION DE LA PHOTOPÉRIODE CRITIQUE.

Les expériences précédentes étaient effectuées en jours continus. Aussi avons-nous cherché à situer la durée-limite d'éclairement journalier qui permettait le développement floral.

Les plantes étaient soumises, dès la levée, à 8 heures de lumière naturelle (Serre de l'esplanade) et recevaient un complément de lumière artificielle de durée variable. Les épiaisons étaient constatées régulièrement (tableau VIII) et pour déceler si les plantes, qui n'avaient pas épié, étaient initiées, leurs talles furent disséquées 192 jours après la levée. A cette date, les 9 plantes soumises à 10 heures d'éclairement journalier ne présentaient que des apex végétatifs.

Par contre, 3 des 9 plantes cultivées sous 12 heures d'éclairement journalier présentaient des méristèmes initiés à divers stades de développement.

TABLEAU VIII
Détermination de la photopériode critique (1)

Photopériode	Age en jours des plantes à l'épiaison	Nombre de plantes étudiées	Pourcentage d'épiaison
8+2		9	0
8+4	163	10	10
8+6	144	10	90
8+8	64	10	100
8+16	61	9	100

La photopériode critique permettant l'épiaison se situe aux environs de 14 heures d'éclairement, mais le développement est alors très lent et demande plus de 140 jours de la levée à l'épiaison. En dessous du seuil d'éclairement, une partie des plantes initient leurs primordia floraux mais ne peuvent épier.

B. — INDUCTION PROVOQUÉE PAR LES JOURNÉES COURTES, PUIS LES TEMPÉRATURES BASSES, INITIATION ET DÉVELOPPEMENT FLORAL COMMANDÉS PAR LES JOURS LONGS : *LOLIUM PERENNE*

Les expériences préliminaires, en conditions contrôlées, font apparaître parmi les plantes constituant la variété « Melle pâture » des exigences en jours courts et en températures basses plus ou moins accentuées. Un premier travail consistait donc à découvrir le nombre minimum de jours courts et de réfrigération nécessaire pour provoquer l'induction de toutes les plantes.

Une fois ces caractéristiques déterminées, nous avons étudié si les jours courts et le froid pouvaient être donnés ensemble et défini dans quelle limite de température la vernalisation pouvait se produire, puis en faisant varier les durées d'éclairement journalier, nous avons déterminé les photopériodes critiques initiale (de jours courts) et finale (de jours longs).

(1) Expériences réalisées de juin 1960 à mars 1961.

1) ANALYSE DE LA SÉQUENCE EN JOURS COURTS DE 8 HEURES D'ÉCLAIREMENT, AUX TEMPÉRATURES FROIDES, PUIS EN JOURS CONTINUS.

a) *Détermination des durées minima d'induction* (fig. 3 et tableau IX).

DETERMINATION DU MINIMUM D'INDUCTION

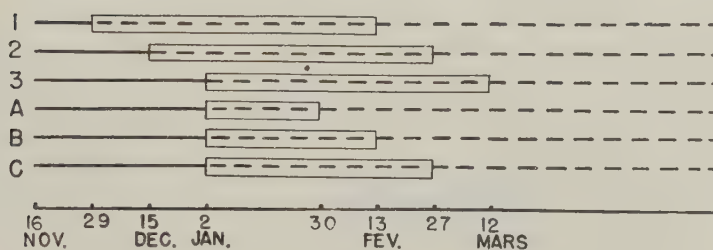


Fig. 3. — Graphique des différents traitements. — (Les résultats obtenus figurent dans le tableau IX).

Dans une première série d'expériences, le nombre de jours courts auxquels furent soumises les plantes, dès la levée, étaient

TABLEAU IX

Pourcentages d'épiaison en fonction de durées différentes de jours courts et de réfrigération (+3°C).

Condi- tion	Nombre de semaines en J.C.	Nombre de semaines à +3° C en J.L.	Nombre de plantes épiées	Nombre de plantes expéri- mentées	Pourcen- tage d'épiaison
1	2	10	6	12	50
2	4	10	10	12	83
3	6	10	19	19	100
A	6	4	7	12	58
B	6	6	12	13	92
C	6	8	14	14	100

variables (2, 4, 6 semaines) : mais le temps de passage au froid (10 semaines à +3°C en jours continus) était constant.

Dans une deuxième série d'expériences, le nombre de jours courts était constant (6 semaines) mais les temps de réfrigération en jours continus variaient de 4 à 8 semaines.

Les résultats obtenus (Tableau IX) montrent que des durées insuffisantes de jours courts ou de froid réduisent le nombre de plantes qui épient et sont par conséquent des facteurs limitant de la floraison pour la variété considérée dans son ensemble. Cependant 6 semaines de jours courts suivies de 8 semaines de réfrigération (à $+3^{\circ}\text{C}$) assurent l'épiaison de toutes les plantes de 30 à 65 jours après passage en jours continus.

b) *Détermination des températures permettant la vernalisation* (fig. 4, tableau X).

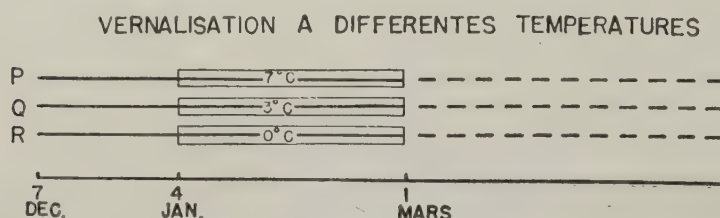


Fig. 4. — Graphique des différents traitements. — (Les résultats obtenus figurent dans le tableau X).

Les plantes étaient élevées durant 5 semaines en journées courtes puis placées pendant 8 semaines au froid (à 0° , $+3^{\circ}\text{C}$, $+7^{\circ}\text{C}$) et soumises aux jours continus (fig. 4).

TABLEAU X

Pourcentages d'épiaison en fonction de différentes températures de vernalisation.

Condi- tion	Tempé- rature	Nombre de plantes épiées	Nombre de plantes expéri- mentées	Pourcen- tage d'épiaison	Age moyen des plantes en jours à l'épiaison
P	7°C	16	17	94	126
Q	3°C	15	16	94	129
R	0°C	16	16	100	142

Les températures $+7^{\circ}$, $+3^{\circ}\text{C}$ et 0° sont vernalisantes (tableau X). Mais, durant la réfrigération à 0° , la croissance n'a pas lieu et l'épiaison est plus tardive.

c) *Jours courts et réfrigération donnés ensemble.*

Dans les expériences précédentes, l'action des journées courtes était dissociée de la réfrigération: aussi avons-nous expérimenté pour voir si la réfrigération (+3°C) en journées courtes était capable de provoquer l'induction des plantes à divers stades de croissance.

Des semences en germination et de jeunes plantes (au stade 1 ou 9 feuilles) furent soumises à des temps différents de réfrigération en journées courtes, puis placées en journées continues.

62% des jeunes plantules, placées au froid en journées courtes pendant de très longues durées (environ 3 mois), fleurissent. Des durées de réfrigération plus courtes (1 mois 1/2), à divers stades de croissance, ne donnent qu'un faible pourcentage d'épiaison. La température froide associée aux journées courtes est donc capable de provoquer l'induction de nombreuses plantes: mais les durées de réfrigération nécessaires deviennent, alors, beaucoup plus grandes.

TABLEAU XI

Pourcentages d'épiaison après des durées diverses de vernalisation à des âges différents (1).

Durée en jours de la réfrigération en J.C.	Stade de croissance au début de la réfrigération	Nombre de plantes expérimentées	Nombre de plantes épiées	Pourcentage d'épiaison
0	graines	46	1	2
44	graines	33	4	12
44	1 feuille	41	4	10
44	(1) 9 feuilles	20	6	30
86	(2) graines	42	27	62

(1) Les plantes avaient été au préalable cultivées en jours continus durant six semaines. Le nombre moyen de feuilles de la talle principale était de 8.

(2) A leur sortie de la chambre froide, les graines étaient devenues de jeunes plantules présentant 2 à 3 feuilles.

d) *Apparition de l'initiation en jours continus.*

Nous avons cherché après quelle durée de jours continus « les doubles rides » apparaissaient chez *Lolium perenne* ayant subi, au préalable, l'action des journées courtes et la réfrigération. Un lot de 20 plantes fut constitué et placé, dès la levée, en jours

(1) Expériences effectuées de juillet à novembre 1961.

courts de 8 heures d'éclairement durant 6 semaines puis soumis, pendant 8 semaines, à la réfrigération ($+3^{\circ}\text{C}$). Les talles principales de chaque plante étaient marquées, à leur sortie de la chambre froide, et placées en jours continus pendant des durées variables. La dissection de ces talles était pratiquée pour connaître le stade atteint par le méristème terminal.

Les « doubles rides » apparaissaient entre le 10^e et le 20^e jour (tableau XII).

TABLEAU XII

Nombre de plantes initiées après action de différentes durées de jours continus.

Age de la plante en jours	Nombre de jours continus	Nombre de plantes disséquées	Nombre de plantes initiées
103	5	5	0
108	10	5	3
113	15	5	3
119	21	5	4

Ces expériences furent réalisées de juin à septembre 1961 dans la serre de l'esplanade et dans les chambres froides.

2) DÉTERMINATION DES PHOTOPÉRIODES CRITIQUES DE JOURS COURTS ET DE JOURS LONGS

Toutes les expériences précédentes ont été réalisées en utilisant des jours courts de 8 heures et des jours continus. Aussi connaissant, à ces photopériodes, les durées nécessaires pour obtenir l'épiaison de toutes les plantes, nous avons déterminé les limites des photopériodes initiale et finale.

**DETERMINATION DES PHOTOPERIODES
CRITIQUES DE J. COURTS ET DE J. LONGS**

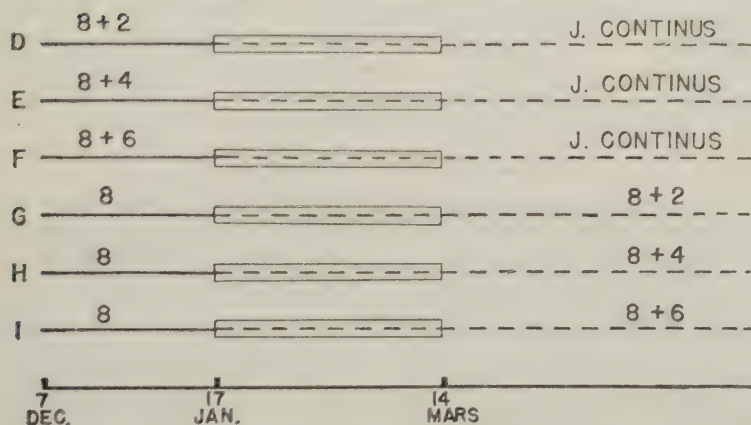


Fig. 5. — Graphique des différents traitements. — (Les résultats obtenus figurent dans le tableau XIII).

TABLEAU XIII

Pourcentages d'épiaison en fonction des durées journalières d'éclairement

Con- dition	Photo- période initiale en heures	Photo- période finale en heures	Nombre de plantes épiées	Nombre de plantes expéri- mentées	Pourcen- tage d'épiaison
D	8 + 2	24	1	20	100
E	8 + 4	24	1	18	100
F	8 + 6	24	1	15	93
G	8	8 + 2	1	12	0
H	8	8 + 4	1	12	0
I	8	8 + 6	1	12	8

Deux lots de plantes furent constitués (fig. 5) ; les éléments du premier lot étaient placés dès le semis en jours courts dont la durée d'éclairement journalier augmentait ($8 + 2$, $8 + 4$, $8 + 6$) durant 6 semaines. Les durées de réfrigération étaient constantes et le développement floral provoqué par les jours continus. Les éléments du deuxième lot étaient placés en jours courts de 8 heures ; mais, après réfrigération, ils étaient soumis à des photopériodes variables : ($8 + 2$, $8 + 4$, $8 + 6$). Les résultats obtenus sont contenus dans le tableau XIII. Des durées d'éclairement journalier proches de 14 heures sont encore capables de provoquer l'induction de presque toutes les plantes, mais celles-ci, pour s'initier et dévelop-

per leurs ébauches florales, requièrent une durée de jour supérieure à 14 heures.

Ainsi les valeurs limites d'éclairement de jours courts qui permettent encore l'induction et de jours longs qui provoquent l'initiation et le développement floral sont très proches l'une de l'autre (aux environs de 14 heures).

C. — LES EXIGENCES DU DACTYLE

L'étude des exigences de floraison de cette plante est très complexe en raison de l'hétérogénéité génétique du matériel et de l'absence de floraison en serre malgré 20 combinaisons différentes. Ces échecs pouvaient être attribués, en premier lieu, à des durées insuffisantes de réfrigération.

1) ACTION DE DIFFÉRENTES DURÉES DE RÉFRIGÉRATION A TEMPÉRATURE CONSTANTE SUR LES SEMENCES ET LES PLANTES AGÉES

Des semences et des plantes adultes de Dactyle ont été soumises à des durées variables de réfrigération (de 44 à 91 jours).

Les expériences ont été réalisées de mai à novembre 1961 dans la serre du Château et en chambre froide.

TABLEAU XIV

Pourcentages d'épiaison en fonction de l'âge de la plante et des durées de réfrigération

Lignée de Dactyle	Photo-période préalable	Age de la plante en jours au début de la réfrigération	Durée en jours de la réfrigération à +3°C	Nombre de plantes expérimentées	Nombre de plantes épiées	Pourcentage d'épiaison
1D ₂		graines	44	9	0	0
R ₉₁		graines	44	12	0	0
1D ₂		graines	86	11	0	0
R ₉₁		graines	86	9	0	0
1D ₂	JC	(1)	53	15	12	80
1D ₂	JL	481	53	15	5	32
R ₉₁	JC	481	53	15	1	6
R ₉₁	JL	481	53	15	0	0
1D ₂	JC	560	91	9	9	100
1D ₂	JL	560	91	9	4	44
R ₉₁	JC	560	91	9	8	89
R ₉₁	JL	560	91	9	2	22

1 D₂ = lignée de Dactyle précoce.

R₉₁ = lignée de Dactyle tardif.

(1) Les Dactyles ont été prélevés dans notre collection de plantes.

De très longues durées de réfrigération (3 mois environ) n'agissent pas sur les semences de Dactyle mais provoquent, en serre, la floraison des plantes âgées. La lignée précoce 1 D₂ est moins exigeante en température basse que la lignée tardive R₉₁. (Tableau XIV).

Les durées de réfrigération nécessaires pour provoquer la floraison du Dactyle sont plus grandes en serre que dans les conditions naturelles.

2) COMPARAISON DE L'ACTION DES TEMPÉRATURES BASSES MAINTENUES CONSTANTES OU ALTERNÉES SUR DES CLONES EN FONCTION DE LA DURÉE DU JOUR PRÉALABLE.

Une des causes de l'absence de floraison du Dactyle, en serre, pouvait être attribuée au manque de température alternée durant la période de réfrigération. D'autre part, dans les expériences précédentes, certains Dactyles épiaient sans être soumis, au préalable, aux jours courts. Pour tenter de résoudre ces deux problèmes, les expériences suivantes furent réalisées avec des clones.

De deux Dactyles précoces respectivement 15 et 10 plantes furent isolées, alors que les Dactyles tardifs n'en fournirent que 10 et 5. Ces clones étaient obtenus par éclatement du plateau de tallage de plantes élevées depuis plus d'un an en jours continus et seules les talles comportant un minimum de douze feuilles étaient retenues. Cinq lots furent constitués et élevés soit en jours courts, soit en jours longs, puis soumis aux températures basses maintenues constantes (0°) ou alternées (+7°C le jour, +3°C la nuit) durant environ 2 mois (fig. 6).

ACTION DE LA PHOTOPERIODE, DE LA REFRIGERATION CONTINUE ET ALTERNÉE SUR CLONES DE DACTYLES

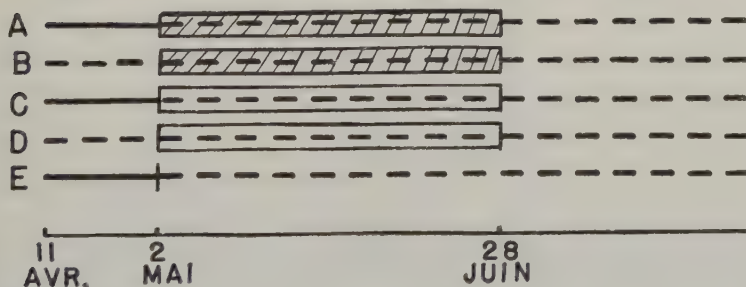


Fig. 6. — Graphique des différents traitements. — (Les résultats obtenus figurent dans le tableau XV).

Les cases hachurées indiquent les températures froides alternées (+3°C, 7°C); les cases blanches, les températures froides continues (+3°C).

Une dissection des talles, qui n'avaient pas épié 36 jours après passage en jours continus, permit de déceler si l'initiation avait eu lieu.

Pour fleurir, les clones de Dactyle étudiés requièrent un prétraitement en jours courts et la réfrigération (tableau XV). Si l'un de ces facteurs manque, quelques clones initient leurs ébauches florales mais n'arrivent pas à fleurir, ainsi les deux talles épiées dans ces conditions présentent des épillets anormaux et stériles.

TABLEAU XV

Action des températures froides maintenues constantes ou alternées sur des clones de Dactyle en fonction de la durée du jour préalable.

Traitement		Plante origine des clones	Nombre de clones	Nombre d'initiation	Nombre d'épiaison	Nombre de jours moyen d'épiaison après retour en J.L.
N°	Condition					
A	JC - F _a JL.	Précoce I	2	2	2	16
		Précoce II	3	1	0	
		Tardif I	2	2	2	19
		Tardif II	1	1	1	19
B	JL - F _a - JL.	Précoce I	2	0	0	
		Précoce II	3	1	1 (1)	
		Tardif I	2	0	0	
		Tardif II	1	0	0	
C	JC - F _c - JL.	Précoce I	2	2	2	24
		Précoce II	3	3	2	24
		Tardif I	2	2	2	27
		Tardif II	1	1	1	
D	JL - F _c - JL.	Précoce I	2	0	0	
		Précoce II	3	0	0	
		Tardif I	2	0	0	
		Tardif II	1	0	0	
E	JC - JL	Précoce I	2	0	0	
		Précoce II	3	3	0	
		Tardif I	2	1	1 (1)	
		Tardif II	1	0	0	

(1) Les épillets sont anormaux et ne donnent pas de fleurs : mais les glumes se développent exagérément.

Les températures froides alternées provoquent un épiaison plus précoce que la réfrigération à température constante.

Les résultats obtenus, au cours de ces deux séries d'expériences, permettent d'obtenir la floraison des Dactyles en serre à condition de soumettre des plantes âgées (plus d'un an de culture) à l'action des jours courts puis à de longues durées de réfrigération (de 8 à 14 semaines) et ensuite aux jours longs.

3) DÉTERMINATION DU MINIMUM VÉGÉTATIF NÉCESSAIRE AU DACTYLE POUR RÉAGIR AUX CONDITIONS EXTÉRIEURES PROVOQUANT LA FLORAISON.

Pour expliquer les résultats précédents, nous admettons, à titre d'hypothèse, qu'un minimum de croissance est nécessaire à chaque talle de Dactyle pour atteindre le stade sensible à l'action des jours courts, du froid, puis des jours longs.

Nous avons expérimenté : d'une part, sur des talles d'âges physiologiques différents, isolées de plantes âgées ; d'autre part, sur de jeunes Dactyles comportant un nombre de feuilles déterminé sur la talle principale.

a) *Expérimentation sur clones.*

De 3 Dactyles précoces et de 2 Dactyles tardifs, placés depuis plusieurs mois en jours continus, furent isolées 3 à 4 talles présentant de 8 à 10 feuilles et 2 à 3 talles ayant de 5 à 7 feuilles.

Ces talles furent alors placées durant 4 semaines en jours courts puis soumises au froid à $+3^{\circ}\text{C}$ durant 12 semaines. La réfrigération était effectuée soit en jours courts, soit en jours longs (fig. 7).

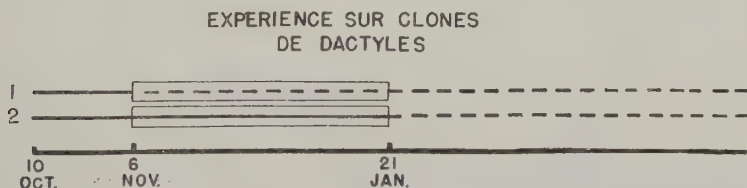


Fig. 7. — Graphique des différents traitements sur clones. — (Les résultats obtenus figurent dans le tableau XVI).

Les résultats obtenus (tableau XVI) font apparaître que seuls les clones issus de 2 Dactyles précoces fleurissent lorsqu'ayant développé de 8 à 10 feuilles ils sont soumis à la séquence : jours courts, réfrigération, jours longs. Si la talle présente 5 à 7 feuilles, l'épiaison se produit difficilement et les épillets obtenus sont stériles.

riles. Les clones issus des Dactyles tardifs ne sont pas sensibles à l'induction même s'ils possèdent de 8 à 10 feuilles.

TABLEAU XVI

Influence du nombre de feuilles, au début des traitements provoquant la floraison, sur le développement de différents clones de Dactyle.

Nombre de feuilles au début des traitements	Nombre de clones	Plantes origines (1)	Etat du clone
8-10 feuilles	4	6 P	Floraison
	4	4 P	Floraison
	3	2 P	Floraison
	4	6 T	végétatif
	3	4 T	végétatif
5-7 feuilles	3	6 P	initiation et épillets vég.
	3	4 P	végétatif
	2	2 P	végétatif
	3	6 T	végétatif
	2	4 T	végétatif

Expériences effectuées dans la serre de l'esplanade du Phytotron et dans les chambres froides. Dissection le 26/3/62.

(1) Le chiffre indique les différents traitements subis, au préalable, par la plante (fig. 2).

P = lignée précoce. — T = lignée tardive.

b) Expérimentation sur jeunes plantes.

A divers stades de croissance de la talle principale (3, 5 à 6, 7 à 8 feuilles), 30 jeunes Dactyles de la lignée précoce et 30 de la lignée tardive, élevés en jours courts dès la levée, furent soumis à la réfrigération soit en jours courts soit en jours longs durant 12 semaines à $+3^{\circ}\text{C}$ (fig. 8).

EXPERIENCES SUR JEUNES PLANTES DE DACTYLES

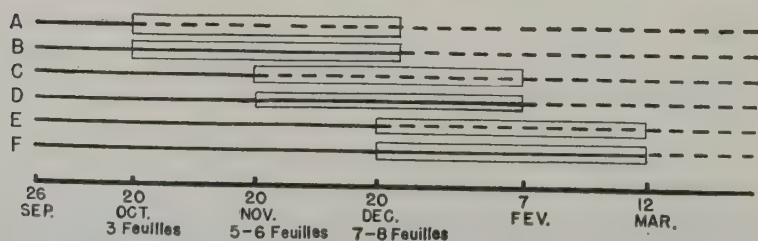


Fig. 8. — Graphique des différents traitements sur jeunes plantes. A la suite de ces traitements, il n'y a pas eu de floraison des plantes.

Aucun Dactyle n'épia après passage en jours continus. Ils n'avaient peut-être pas atteint un âge physiologique suffisant.

4) ESSAIS DE CERTAINES SUBSTANCES POUVANT REMPLACER LA RÉFRIGÉRATION

Une forte nutrition azotée permet à SPRAGUE (1948) d'obtenir la floraison de certains Dactyles sans réfrigération. D'autre part, l'acide gibbéréllique, appliqué sur *Hyoscyamus niger* race bisannuelle, au tiède et en jours longs, produit l'allongement de la tige et finalement la floraison (LANG, 1956). Sur *Beta vulgaris* (variété bisannuelle) au contraire, le traitement par l'acide gibbéréllique entraîne l'élongation des tiges, mais non la floraison (MARGARA, 1960).

Nous avons donc essayé de remplacer la réfrigération par l'acide gibbéréllique ou une forte nutrition. Quatre Dactyles de la lignée précoce, élevés depuis 4 mois (en jours longs de 16 heures dans les Super-serres sur milieu inerte avec solution nutritive) furent partagés en trois clones comportant un nombre de talles à peu près égal. Ces clones furent alors soumis aux jours courts. Durant quatre semaines, le premier lot A recevait chaque semaine

TABLEAU XVII

Influence de différents traitements sur la floraison du Dactyle sans vernalisation.

Plante origine	Traitements	Talles végétatives par clones	Talles fleuries par clones
1	A	37	16
	B	66	3
	C	49	19
2	A	37	2
	B	32	0
	C	22	5
3	A	46	3
	B	47	0
	C	22	6
4	A	22	24
	B	32	7
	C	37	10

Légendes : A = traitements par l'engrais complet « Nitrofeuilles ». — B = traitements par l'acide gibbéréllique. — C = témoin.

95 grammes d'engrais complet « Nitrofeuilles » (1) par clone, le deuxième lot B était traité par l'acide gibbérellique (200 γ par clone), le troisième lot C constituait le témoin.

Les plantes étaient ensuite placées en jours continus dans le sous-sol du Phytotron (éclairage uniquement artificiel de 12 000 lux au niveau des pots). Une numération des talles végétatives et fleuries de chaque clone fut entreprise deux mois après.

Les résultats obtenus figurent dans le tableau XVII.

Le traitement par l'acide gibbérellique semble inhiber la floraison. Mais nous constatons que *tous les témoins fleurissent*. Ce résultat peut s'expliquer par les très bonnes conditions de nutrition de ces Dactyles. En effet, chaque jour, ils recevaient environ 200 ml. de solution nutritive et leur croissance végétative était très développée.

5) INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX.

Chaque série d'expériences a été réalisée avec des plantes ou des clones différents, ce qui, vu l'absence de sélection valable pour le caractère d'alternativité, rend difficile la comparaison des résultats. Cependant les résultats obtenus permettent de connaître une des voies conduisant à la floraison et font pressentir qu'il doit en exister d'autres.

Chaque talle de Dactyle ayant atteint le stade 8 à 10 feuilles (lignée précoce) ou plus 12 feuilles (lignée tardive) acquiert la propriété de réagir aux traitements photopériodiques et de vernalisation. Une talle exige, alors, pour fleurir, l'action des jours courts, de la réfrigération (2 mois à +3°C) puis des jours longs.

Cependant de bonnes conditions de nutrition (culture sur milieu nutritif artificiel ou en champ) entraînant une forte croissance végétative, permettent à certains Dactyles de fleurir sans avoir besoin de vernalisation.

Ces expériences doivent être reprises, dans les salles du Phytotron, avec différentes plantes issues d'un même clone pour découvrir si une excellente nutrition pourrait être capable de remplacer la vernalisation.

(1) Engrais complet comportant 35 % d'azote (Ammonitrate), 2,5 % d'acide phosphorique assimilable, 1,7 % de potasse pure.

CHAPITRE III

LE MÉCANISME DE L'INDUCTION FLORALE

Les exigences de floraison des deux variétés de Ray-grass ayant été déterminées avec précision, nous avons tenté d'analyser le mécanisme de l'induction. Ce phénomène entraînant, dans la plante, des modifications biochimiques inconnues actuellement, est très difficile à préciser et ne peut être étudié que de façon indirecte par approximations successives. Ainsi une plante cultivée en dyspériode sera placée en eupériode, pendant des temps différents, puis soumise à nouveau à la dyspériode. L'induction qui a pris naissance, par exemple en journées longues pour *L. multiflorum*, se manifestera par l'apparition de l'initiation quelques temps après le retour en jours courts.

A. — ANALYSE DE LA CONSERVATION DE L'INDUCTION CHEZ *LOLIUM PERENNE*

Lolium perenne requiert, pour fleurir, l'action des jours courts et de la réfrigération, qui provoquent l'induction, puis les journées longues qui permettent l'initiation et le développement floral. L'analyse du mécanisme de l'induction suppose la dissociation

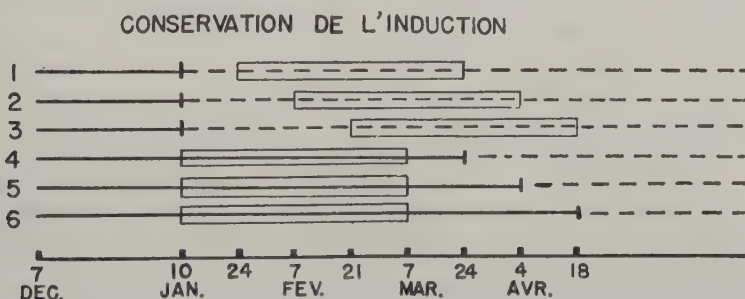


Fig. 9. — Graphique des différents traitements. — (Les résultats obtenus figurent dans le tableau XVIII).

de ces différentes étapes par l'intercalation de photopériodes défavorables. Les traitements employés et les résultats obtenus sont contenus dans la fig. 9 et le tableau XVIII.

TABLEAU XVIII

Pourcentage d'épiaison en fonction de l'intercalation de différentes durées de photopériodes défavorables.

Con- di- tions	Nombre de semaines de J.C. intercalés	Nombre de semaines de J.L. intercalés	Nombre de plantes épiées	Nombre total	Pourcen- tage d'épiaison
4	2	0	10	11	91
5	4	0	8	9	89
6	6	0	2	10	20
1	0	2	11	12	92
2	0	4	8	12	66
3	0	6	5	12	42

La première étape de l'induction, réalisée après l'action des journées courtes, se conserve au-delà de 6 semaines pour la majorité des plantes ; cependant la deuxième étape, atteinte après réfrigération, est plus labile et ne se conserve pas au-delà de 6 semaines.

De nombreuses hypothèses ont été émises pour tenter d'expliquer l'action de la réfrigération et de la durée d'éclairement sur le déclenchement de la floraison. Les mises au point, sur ce sujet, de LANG (1952) et de CHOUARD (1960) montrent qu'il n'existe pas d'interprétations satisfaisantes pour toutes les plantes. L'exigence d'une séquence en trois termes : journées courtes — réfrigération — journées longues, doit correspondre, dans la plante, à la réalisation d'une série d'étapes biochimiques, plus ou moins réversibles, et commandées par des facteurs enzymatiques. Cette hypothèse permet, en particulier, d'expliquer pourquoi l'induction se conserve plus ou moins suivant le génotype de chaque plante.

B. — VARIATION DU TEMPS MINIMUM D'INDUCTION AVEC L'ÂGE CHEZ *LOLIUM MULTIFLORUM*

Quatre lots de 25 plantes furent constitués. Ces lots élevés en jours courts furent soumis, à des âges différents, à des durées variables de jours continus puis replacés en jours courts. Les résultats des dissections des talles principales, effectuées 15 à 20 jours après leur retour en jours courts, sont donnés dans le tableau XIX.

Les plantes âgées de 20 jours exigent plus de 10 jours de lumière continue pour être induites et permettre ensuite aux doubles

rides d'apparaître en journées courtes. Cependant lorsque la plante vieillit, ses exigences d'induction diminuent. Ainsi 2 à 4 jours de lumière continue suffisent, à une plante adulte, pour initier ses ébauches florales. Ce phénomène avait déjà été observé dans les expériences préliminaires. La plante adulte (2 mois 1-2) ne requièrait pour épier qu'une trentaine de jours continus, alors que la jeune plante en exigeait 58.

TABLEAU XIX

Effet de l'âge des plantes et du nombre de jours longs sur le pourcentage de Lolium multiflorum qui initient leurs inflorescences.

Age de la plante en jours	Nombre de jours de lumière continue				
	0	2	4	6	10
(1)					
20	0	0	0	0	40 %
24	0	0	0	60 %	60 %
32	0	20 %	20 %	80 %	100 %
72	0	60 %	100 %	100 %	100 %

(1) Ces pourcentages ont été calculés sur des groupes de 5 plantes.

Expériences effectuées de septembre à décembre 1961 dans les Super-serres et le sous-sol du Phytotron avec des plantes élevées sur solutions nutritives.

La variation de la durée minimum d'induction avec l'âge de la plante semble être un fait assez général. Ainsi *Scabiosa ucranica*, exige, d'après CHOYARD (1950), soit 3 semaines de journées longues, pour provoquer l'apparition de la floraison si elle est âgée de 3 mois, soit une seule semaine si elle est âgée de 9 mois ; il en est de même de *Lolium temulentum* qui requiert en vieillissant un nombre de plus en plus petit de journées longues pour initier ses ébauches florales. Une seule journée longue suffit à provoquer l'induction florale si la plante est âgée de 5 semaines (EVANS, 1958).

Plusieurs hypothèses sont envisagées pour tenter d'expliquer cette variation de la durée minimum d'induction avec l'âge de la plante. On peut, tout d'abord, penser que l'augmentation du nombre et de l'âge des feuilles, au cours de la croissance, est responsable de l'accroissement de la sensibilité de la plante à l'induction : cependant les expériences de EVANS (1960) semblent prouver que ces facteurs interviennent peu. Nous estimons donc que ce serait plutôt au vieillissement du méristème apical qu'il faudrait attribuer cette augmentation de sensibilité à l'induction.

En effet, le jeune apex de *Lolium multiflorum*, qui émerge de la graine, est, dans les premiers temps de sa croissance, insensible à l'action inductrice de la journée longue et donne naissance à des initiales de feuilles à l'aisselle desquelles se développent des talles secondaires. La plante acquiert ainsi une certaine croissance végétative qui lui permet de donner plusieurs épis.

C. — TRANSMISSION DE L'INDUCTION,
D'UNE TALLE A L'AUTRE,
CHEZ LA MÊME PLANTE DE *LOLIUM MULTIFLORUM*

Les différentes talles d'une Graminée vivent reliées entre elles par le plateau de tallage. Aussi était-il intéressant de savoir si une talle placée en photopériode favorable pouvait induire la floraison d'autres talles placées en dyspériode. Pour vérifier cette hypothèse, l'expérience suivante fut réalisée avec *Lolium multiflorum* (de septembre à novembre 1961 dans le sous-sol du Phytotron). Une boîte, recouverte de tissu noir (dimensions de base : 50×50 cm, hauteur 1 m), et comprenant des côtés amovibles, permettait de soumettre deux plantes, élevées depuis 86 jours en dyspériode, à 8 heures d'éclairement journalier d'une intensité de 12 000 lux.

Toutes les talles de la première plante (témoin) étaient en jours courts : mais l'une des talles de la seconde plante sortait de la boîte et se trouvait ainsi soumise aux jours continus. Cette talle épia 32 jours après le début du traitement. Après 54 jours de traitement, toutes les talles des plantes furent disséquées. La plante dont une talle était soumise aux jours continus présentait 19 talles initiées à divers stades de développement et 9 talles végétatives, alors que les 28 talles de la plante-témoin étaient végétatives.

L'induction florale qui prend naissance dans une talle de *Lolium multiflorum* placée en journées longues peut donc circuler à travers toute la plante et provoquer l'initiation des talles placées en dyspériode. Ainsi la dyspériode empêche la formation du facteur d'induction florale mais n'inhibe pas son transport ni son action.

Des expériences ont été entreprises pour voir si ces résultats étaient généralisables au *Ray-grass anglais* et au *Dactyle* qui exigent la vernalisation mais elles n'ont pas fourni des résultats suffisants pour conclure (1).

(1) Les travaux de WILSON (1959) (étude en semis échelonnés de talles marquées de Ray-grass et de Dactyle) suggèrent que l'induction provoquée par l'hiver serait localisée à chaque talle chez le Dactyle mais non chez le Ray-grass anglais. Pour vérifier ces résultats, la talle d'une plante, élevée en serre, passait à travers les vitres et subissait ainsi le froid de l'hiver alors que les autres talles demeuraient à température tiède. Cependant aucune épiaison ne fut constatée car ce système ne permettait pas au méristème terminal, situé très bas dans la gaine foliaire, d'être soumis au froid.

CHAPITRE IV

INITIATION DU MERISTEME APICAL, ELONGATION DE LA TIGE ET INHIBITION DE SES BOURGEONS AXILLAIRES CONSIDÉRÉES COMME DES PHÉNOMÈNES MORPHOLOGIQUES DISSOCIABLES

Chez les Graminées, le processus de croissance de la jeune plantule ne varie guère d'une espèce à l'autre : mais les caractères végétatifs de la plante adulte peuvent être très dissemblables ; ils dépendent essentiellement du plus ou moins grand allongement des entre-nœuds et de la direction dans laquelle s'opère la croissance des tiges. Ce caractère permet à COOPER (1959) de classer les Graminées fourragères en trois groupes.

1° Les plantes dont les entre-nœuds ne commencent à s'allonger qu'au début du développement floral (*Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis* et *Lolium perenne*).

2° Les plantes dont l'élongation des entre-nœuds intervient dès la période végétative et dont les tiges restent verticales (*Arrhenatherum elatius*, *Phleum pratense* et *Sorghastrum nutans*).

3° Les plantes dont les tiges végétatives, formées par l'allongement des entre-nœuds, rampent à la surface du sol en y formant des stolons qui s'enracinent à l'endroit des nœuds (*Agrostis stolonifera*, *Phleum nodosum*).

Cette classification valable dans les conditions naturelles ne l'est plus lorsque les plantes sont cultivées longtemps à une certaine photopériode : et, à notre connaissance, aucune étude n'a été entreprise pour préciser ces phénomènes. Ceux-ci s'ajoutant aux critères actuels définis par PRAT (1935, 1950) permettraient de parfaire la classification des Graminées. COOPER (1958) estime cependant que les processus d'élongation des entre-nœuds et d'initiation florale qui sont normalement associés chez les Fléoles hexaploïdes peuvent être séparés par l'action des hautes températures (1).

(1) COOPER (1958) note, chez la Fléole, l'absence d'épiaison en photopériode favorable si la température est très haute, quoique les tiges s'allongent et deviennent stolonifères. L'analyse de ce phénomène n'est pas entreprise et le stade atteint alors par le méristème terminal est indéterminé. Cependant COOPER pense que les processus d'élongation des entre-nœuds et d'initiation qui sont normalement associés chez les Fléoles hexaploïdes peuvent être dissociés par l'action des hautes températures.

Nous avons donc étudié l'influence de la durée d'éclairement journalier à divers stades de développement de la plante sur l'élongation de la tige, l'émission de ramifications latérales à l'aisselle de nœuds et les modifications de structure de l'épi. L'induction et l'initiation florale étant provoquées, chez *Lolium multiflorum*, par la journée longue, la plupart des expériences ont été réalisées avec cette plante.

A. — ÉLONGATION DE LA TIGE SANS INITIATION ET TALLAGE AUX NŒUDS

1) *Lolium* CULTIVÉ DEPUIS LONGTEMPS EN CONDITIONS DYSPÉRIODIQUES

Au cours d'expériences préliminaires (chapitre I) nous avons constaté que, lorsqu'il ne peut initier ses ébauches florales, le *Lolium* ne demeure pas indéfiniment en rosette mais allonge ses tiges. *Lolium multiflorum* donne des tiges épaisses et dressées, à entre-nœuds courts, présentant, à l'aisselle de certains nœuds des talles en position alterne, puis, aux environs du douzième mois les entre-nœuds deviennent très courts et de nombreuses ramifications latérales sont émises entraînant la mort de la tige par épuisement. *Lolium perenne*, au contraire, présente des tiges grêles, stolonifères, donnant des ramifications latérales à l'aisselle des nœuds supérieurs, mais qui demeurent vivaces. Des dissections de talles permettent de constater que la tige possède, à ses différents stades d'élongation, un méristème morphologiquement végétatif.

Ainsi maintenu pendant longtemps en dyspériode, le Ray-grass peut allonger sa tige sans initiation, cependant cet allongement reste faible.

Aussi, pour étudier ce phénomène, avons-nous comparé les tiges florifères et végétatives : car, à partir du moment où le méristème est initié, on constate une croissance rapide des entre-nœuds de la tige.

Des coupes histologiques furent réalisées au milieu du 3^e entre-nœud dans les tiges végétatives et sur le point d'épier.

Aucune différence importante de structure anatomique ne fut constatée entre ces deux types de tiges : cependant la tige végétative conserve généralement son parenchyme médullaire et la sclérification est beaucoup moins accentuée que dans le chaume (tige florifère).

Pour marquer la différence entre ces deux types d'évolution nous avons employé la notion de gradient : c'est-à-dire la variation progressive d'un facteur en fonction de sa position. En effet, PRAT

(1935), étudiant, en condition naturelle, la floraison du Bambou, a constaté une absence de gradation dans la longueur des entre-nœuds de la tige principale végétative : mais cette gradation apparaissait dans les rameaux latéraux lorsqu'ils se terminaient par des inflorescences. Nous avons expérimenté avec des clones pour éliminer les facteurs génétiques car une grande variabilité intervient dans le phénomène d'élongation de la tige de Ray-grass placée en dyspériode.

D'une plante de *Lolium multiflorum*, cultivée depuis 3 mois en jours courts, 16 talles furent isolées et partagées en deux lots.

Le premier était soumis aux jours continus et la longueur des entre-nœuds de chaque talle en fonction de leur position fut mesurée à la floraison.

Le deuxième lot demeurait en journées courtes jusqu'à la mort de chaque talle et des observations identiques furent alors effectuées.

La variation de la longueur des entre-nœuds de la tige en fonction de leur position permet de distinguer deux types d'évolution différente (fig. 10).

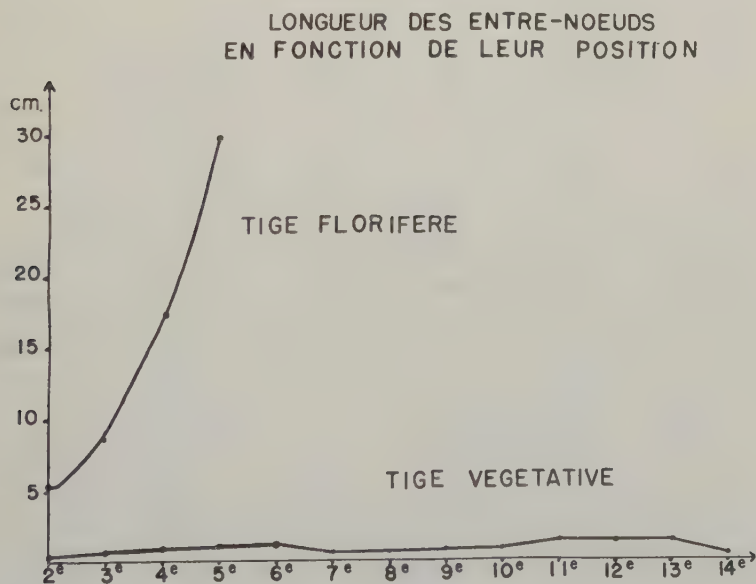


Fig. 10. — Longueur des entre-nœuds des tiges végétatives et florifères en fonction de leur position chez *Lolium multiflorum*.

TABLEAU XX

Variation de la longueur des entre-nœuds en cm, en fonction de leur position (moyenne de 8 mesures), chez Lolium multiflorum.

Numéro de l'entre-nœud	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Longueur de l'entre-nœud de la tige florifère	—	5,3	8,6	17,4	29,8										
Longueur de l'entre-nœud de la tige végétative	—	0,33	0,65	0,92	1,1	1,2	0,6	0,63	0,82	0,81	1,51	1,43	1,52	0,4	—

— = longueur très faible inférieure à 2,5 mm.
(Expérience réalisée de mai 1960 à juillet 1961 dans la serre de l'esplanade).

La tige se terminant par une inflorescence présente un nombre réduit d'entre-nœuds dont la longueur augmente régulièrement de la base au sommet. Au contraire si le méristème apical est végétatif, les entre-nœuds de la tige restent très courts et sensiblement de même longueur.

Deux phénomènes semblent donc se superposer dans la croissance de la tige.

1° Déroulement de la construction de l'axe végétatif du chaume.

Il y a création d'une pile d'entre-nœuds qui demeurent un certain temps très courts, puis ceux-ci s'allongent selon un ordre de succession très régulier de bas en haut avec déboîtement progressif des divers étages. Dans la tige stérile, les choses en restent là.

2° Lorsque le chaume est florifère, cette structure en cours de réalisation est modifiée, stimulée par une émission progressivement croissante des hormones émanant de l'apex sexué. Le déboîtement des segments est identifiable chez *Lolium multiflorum* aux environs du 5^e mois. La mort de la talle, qui est précédée par un raccourcissement des entre-nœuds et l'émission de rosettes perchées, se produit vers le 13^e mois. A titre d'hypothèse nous pensons que l'apex en vieillissant émet des hormones en plus grande quantité : ce qui provoque l'élongation de la tige et l'inhibition de ses bourgeons axillaires. Mais l'émission d'hormones diminue vers la fin de la vie de l'apex ; les entre-nœuds deviennent alors très courts et à l'aisselle des nœuds se développent des ramifications : car les bourgeons axillaires ne sont plus inhibés.

2) ACTION DE L'ACIDE GIBBÉRELLEIQUE EN DYSPÉRIODE

L'acide gibbéréllique, en augmentant la croissance des plantes, permet de mieux étudier l'élongation des tiges. Les traitements suivants, par 300 γ d'acide gibbéréllique sur des plantes placées en dyspériode, ont été comparés : pulvérisation d'une solution sur les feuilles, adjonction au milieu nutritif, dépôt de gouttes entre la gaine et le pétiole et à la surface inférieure de la feuille. Ce dernier traitement permettait d'obtenir le plus grand allongement de la tige (tableau I).

Nous avons cultivé, en jours courts, 20 plantes de *Lolium multiflorum* dont seule la talle principale était conservée (âge approximatif 3 mois).

15 talles recevaient alors une fois par semaine, et pendant 6 semaines, 1 cm³ de solution contenant 50 γ d'acide gibbéréllique qui était déposé dans la gaine foliaire et à la surface inférieure des feuilles.

Les 5 autres talles constituaient des témoins et recevaient de l'eau distillée.

a) *Elongation de la tige en dyspériode sans différenciation florale du méristème apical.*

Chaque semaine après le premier traitement, la dissection d'une talle était effectuée pour connaître le stade de développement des méristèmes apicaux. Ceux-ci étaient toujours végétatifs mais présentaient des aspects particuliers.

En effet, la distance qui sépare normalement deux primordia foliaires sur l'apex est très courte mais au fur et à mesure des traitements, cette distance augmente et quelques primordia foliaires avortent vers la cinquième semaine (Planche III, 1) sans qu'apparaissent toutefois des bourgeons axillaires. Environ un mois après la fin du traitement par l'acide gibbéréllique, l'apex considérablement allongé donne à nouveau des primordia foliaires proches l'un de l'autre (Planche III, 2).

Quatre semaines après la fin du traitement, la croissance de la tige de quatre talles est analysée. Les tiges sont coupées longitudinalement pour permettre une mesure précise.

Après le traitement, la tige continue à s'allonger (Planche IV) puis produit des entre-nœuds plus courts (de 4 à 6 cm) et, à l'aiselle de certains nœuds, prennent naissance des rosettes perchées de talles. En conservant une talle jusqu'à sa mort, en journée courte, c'est-à-dire pendant 10 mois environ, nous avons obtenu 7 niveaux de tallage (Planche V).

L'acide gibbéréllique, à la dose de 300 γ par talle, ne peut donc induire l'initiation du méristème terminal mais elle provoque une augmentation de la distance séparant deux primordia foliaires et cela se manifeste par une élongation des entre-nœuds de la tige, mais sans apparition de gradient (tableau XXI). Tout

TABLEAU XXI

Variation de la longueur des entre-nœuds en fonction de leur position.

Numéro de l'entre-nœud	1	2	3	4	5	6
Longueur de l'entre-nœud	—	2,4	7,8	8,8	8,2	10,4

(La longueur des entre-nœuds est mesurée en cm et provient d'une moyenne de 4 talles).

se passe donc comme si l'acide gibbéréllique augmentait considérablement le processus d'élongation des entre-nœuds qui se produit normalement lorsque la plante vieillit. Les substances res-

ponsables de l'initiation florale ne semblent donc pas faire partie du groupe des gibbérellines. Cette conception rejoint les idées de PHINNEY et WEST (1961) qui estiment que le traitement par l'acide gibbérellique provoque un effet indirect en augmentant la croissance de la plante mais que d'autres facteurs endogènes sont élaborés pour induire la différenciation des primordia floraux.

b) *Inhibition des bourgeons latéraux.*

L'acide gibbérellique inhibe le développement des ramifications latérales à l'aisselle des nœuds de la tige de *Lolium multiflorum* : car les rosettes perchées de talles ne se forment pas durant les traitements mais apparaissent ensuite à partir du 8^e nœud (Planche V).

c) *Effet « rémanent »*

L'action de l'acide gibbérellique produit cependant un effet « rémanent » car l'élongation des entre-nœuds reste importante (de 4 à 6 cm) après le traitement et jusqu'à la mort de la plante bien que les bourgeons axillaires ne soient plus inhibés. C'est pourquoi nous avons expérimenté pour savoir si le méristème terminal pouvait toujours être sensible à l'initiation florale.

Deux mois après le traitement par l'acide gibbérellique, deux talles présentant des ramifications latérales furent placées en jours continus et petit à petit apparut un gradient dans la longueur des entre-nœuds de ces tiges. La floraison fut d'abord constatée pour les ramifications les plus basses et le méristème terminal épia le dernier (Planche VI).

B. — ÉLONGATION DE LA TIGE PROVOQUÉE PAR L'INITIATION ET OBTENTION DE RAMIFICATIONS LATÉRALES

En bloquant le développement du méristème apical initié à différents stades, par une photopériode inadéquate, nous désirions obtenir des modifications dans la croissance de la tige et de l'épi.

1) OBTENTION DE RAMIFICATIONS LATÉRALES

Sept talles de *Lolium multiflorum* ont été cultivées durant 5 mois en jours courts puis placées 15 jours en journées continues et replacées ensuite en journées courtes.

Après deux mois, chaque talle présente une tige comportant un assez grand nombre d'entre-nœuds ; et, aux différents nœuds, il y a émission de ramifications latérales (Planche VII, 1).

Le méristème terminal présente, au début, des ébauches florales qui meurent ensuite (entre le 2 et 3^e mois).

2) OBTENTION D'ÉPI D'ÉPIS ET FLORAISON DES RAMIFICATIONS LATÉRALES.

Les traitements suivants sont employés sur 5 talles de *Lolium multiflorum* :

Jours courts → Jours longs → Jours courts → Jours longs
 150 jours 15 jours 55 jours

A la suite de ces traitements, 4 talles sur 5 produisent une tige présentant des entre-nœuds dont la longueur augmente régulièrement de la base au sommet.

Le méristème terminal évolue pour donner naissance à une inflorescence en épi d'épis (Planche III, 3) et les ramifications latérales aux nœuds de la tige fleurissent (Planche VIII).

C. — INITIATION ET DÉVELOPPEMENT FLORAL SANS ÉLONGATION DE LA TIGE

Des plantes de *Lolium multiflorum*, cultivées sur solution nutritive et placées dès la levée en jours continus artificiels d'une intensité de 12 000 lux et à 25°C environ, présentent parfois des talles qui produisent un épi sans aucune élongation de la tige (Planche VII, 2). Mais malgré de nombreuses expériences faisant intervenir différentes températures et intensités d'éclairement, nous n'avons pas réussi à reproduire systématiquement ce phénomène.

On observe parfois, dans la nature, des inflorescences de Graminées portées par des tiges très courtes. Le cas le plus typique est celui d'*Agrostis alba* qui, parasité par un champignon, produit en montagne (Station dans les Pyrénées, région d'Orédon), des inflorescences au sommet d'une tige dont la longueur est environ le dixième de celle d'une plante normale (CHOUARD, 1961). Certaines repousses de Ray-grass à l'automne produisent aussi des épis au sommet de tiges extrêmement réduites.

D. — INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

Les différentes possibilités d'évolution des unités anatomiques de la tige sont résumées dans le tableau XXII. Pour interpréter ces résultats, nous admettrons, à titre d'hypothèse, que le méristème terminal produit des substances de croissance et que les tiges âgées accumulent des substances de réserve.

1) DIFFÉRENTES POSSIBILITÉS D'ÉVOLUTION DES UNITÉS ANATOMIQUES DE LA TIGE.

— *Le méristème végétatif* de la talle placée en journées courtes produit en vieillissant des substances de croissance qui provoquent

TABLEAU XXII
Résumé des différentes possibilités d'évolution d'une talle de *Lolium multiflorum* suivant les traitements photopériodiques.

Traitements photopériodiques (dès la levée du semis)		Résultats
Jours longs (3 mois)		1) Nombre réduit d'entre-nœuds dont la longueur augmente régulièrement de la base au sommet. 2) Méristème terminal en épi. 3) Pas de ramifications latérales aux nœuds de la tige.
Jours courts (1) (12 à 14 mois)		1) Entre-nœuds nombreux et de faible longueur (1 cm). 2) Méristème terminal végétatif qui finit par mourir. 3) Ramifications latérales au sommet de la tige (rosette perchée).
Jours courts (5 mois)	Jours longs (15 jours) - Jours courts (6 mois)	1) Entre-nœuds assez nombreux de longueur moyenne (5 cm). 2) Méristème terminal présentant des ébauches florales mais qui meurt. 3) Ramifications latérales aux différents nœuds de la tige.
Jours courts - Jours longs (5 mois) - (15 jours) - (2 mois) - Jours courts - Jours longs (4 mois)		1) Entre-nœuds assez nombreux dont la longueur augmente régulièrement de la base au sommet. 2) Méristème terminal en épi d'épis. 3) Ramifications latérales aux nœuds de la tige qui donnent des épis.

(1) Le traitement d'une talle, placée en jours courts par 300 γ d'acide gibbérellique (en 6 traitements) produit :
1° un grand nombre d'entre-nœuds de longueur à peu près égale (6 cm).
2° un méristème terminal végétatif qui finit par mourir.
3° après le traitement, l'émission de ramifications latérales aux nœuds de la tige.

l'élongation des entre-nœuds de la tige et inhibent le développement des bourgeons axillaires : mais cette production reste faible et cesse vers la fin de la vie de l'apex. Il apparaît alors, au sommet de la tige, des entre-nœuds très courts et les bourgeons axillaires n'étant plus inhibés forment une rosette perchée de talles.

Les traitements par l'acide gibbéréllique ont des effets analogues à ces substances de croissance produites par l'apex.

— *Le méristème, qui est initié*, produit, en général, au cours de son évolution florale, des quantités de plus en plus importantes de substances de croissance, ce qui provoque l'apparition d'un gradient de longueur entre les différents entre-nœuds de la tige et inhibe le développement des bourgeons axillaires. Cependant, si l'on bloque l'évolution des primordia floraux, le méristème terminal ne produit plus de substance de croissance et la tige s'allonge peu. Les bourgeons axillaires, situés à l'aisselle des nœuds, se développent alors si la tige est âgée d'au moins 4 mois. Ce fait est attribué à l'accumulation de substances de réserves.

Deux facteurs semblent donc commander essentiellement l'évolution des différents éléments de chaque unité anatomique de la tige qui se développent à partir de masses méristématiques en contact immédiat avec le nœud. L'un est de nature hormonale et provient de l'apex ; l'autre est en relation avec l'accumulation de substances de réserves. Dans le cas le plus favorable, cette unité anatomique atteindra un développement complet donnant, en contact immédiat avec le nœud, un entre-nœud de quelques centimètres, une feuille, un bourgeon axillaire et des racines aériennes.

2) LES STADES « DOUBLES RIDES » ET « PRIMORDIA » SEMBLENT ÊTRE ENGAGÉS D'UNE FAÇON IRRÉVERSIBLE DANS LA VOIE FLORALE.

III L'apex, au stade « primordia floraux », dont le développement est bloqué, meurt s'il est placé définitivement en dyspériode, mais produit parfois une inflorescence ramifiée s'il est replacé en eupériode. Nous n'avons jamais obtenu de retour à l'état végétatif d'un méristème engagé dans la voie florale. Cependant d'après KOLLER (1960), les « primordia floraux » du Seigle Petkus seraient encore capables de produire des talles et non des épillets, car durant les traitements par l'acide gibbéréllique, en dyspériode, des « primordia floraux » apparaissent et produisent ensuite des talles latérales. Ces résultats sont en contradiction avec ceux de GOTT (1955) qui considère l'apparition de la « double ride » comme l'engagement irréversible dans la voie florale.

Les traitements de *Lolium multiflorum* par l'acide gibbéréllique (300 γ par talle) provoquent l'élongation du méristème ter-

minale et une augmentation de la distance qui sépare deux initiales foliaires : mais ce méristème demeure toujours végétatif.

3) LES SUBSTANCES D'ÉLONGATION ET DE FLORAISON.

Les hypothèses classiques admettent que les substances, provoquant l'élongation de la tige et l'apparition des ébauches florales, sont analogues aux gibbérellines chez les plantes de jours longs (LANG, 1957 ; BRIAN, 1958 ; TCHAILACHIAN, 1958). En effet, chez les plantes étudiées, l'élongation de la tige puis la floraison peuvent être obtenues, en dyspériode, par des traitements à l'acide gibbérellique.

Il existe cependant d'autres plantes de jours longs absolus qui sont nettement caulescentes en jours courts telles que beaucoup de *Calamintha*, *Anagallis arvensis*, var. *phænicea*, *Isnardia palustris* et qu'aucune dose, ni aucune forme de gibbérelline n'a été capable de faire fleurir en dyspériode. L'hypothèse de TCHAILACHIAN ne peut donc pas être considérée comme ayant une portée générale.

CHOUARD (1962) estime, au contraire, que les processus d'élongation et de mise à fleur peuvent être entièrement séparés et distincts quoiqu'ils soient souvent associés (1).

Nos résultats conduisent aux mêmes conclusions, car il est possible d'obtenir chez *Lolium multiflorum* un épi sans élongation de la tige et réciproquement la tige peut s'allonger sans que l'apex ait subi l'initiation florale. D'autre part, l'acide gibbérellique est incapable, en dyspériode, de faire apparaître des ébauches florales chez *Lolium multiflorum*. Les substances provoquant l'élongation, seraient analogues aux gibbérellines, mais sans rapport direct avec les « anthésines » responsables de l'initiation et du développement floral.

(1) CHOUARD (1962) pense, en effet, que la gibbérelline agit le plus souvent comme facteur d'élongation et non comme facteur de floraison car l'étude du comportement des plantes exigeant la vernalisation, soumises à l'action du froid ou à celle de l'acide gibbérellique ou aux deux, semble montrer que les processus d'élongation et de préparation à la mise à fleur peuvent être entièrement séparés et distincts, quoiqu'ils soient souvent associés.

RÉSUMÉ ET CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Parvenu au terme de l'exposé de nos observations, nous résumerons d'abord les faits qui nous paraissent les plus intéressants. Puis nous essaierons de dégager de l'ensemble de ces résultats quelques idées directrices.

I. — RÉSUMÉ DES PRINCIPAUX RÉSULTATS OBTENUS

1) LES EXIGENCES DE FLORAISON DES RAY-GRASS ET DES DACTYLES

a) *Les Ray-grass.*

Les variétés étudiées sont « Westerwold barenza » (Ray-grass italien) et « Melle pâture » (Ray-grass anglais).

Lolium multiflorum, var. « Westerwold barenza », donne des réponses parfaitement homogènes chez tous les individus traités. Cette plante n'a aucun besoin de vernalisation, mais elle exige les journées longues (durée limite d'éclairement journalier aux environs de 14 heures), pour initier ses ébauches florales puis fleurir ; ce besoin est strictement absolu.

Pour cette variété à la température de la serre et en journées continues, l'initiation florale se manifeste de 30 à 36 jours après la levée du semis ; l'épiaison, 58 jours après.

Lolium perenne, var. « Melle pâture », est remarquable au contraire par l'importance et la complexité de ses exigences en vue de la floraison. Il lui faut une séquence de 3 termes dans un ordre déterminé : journées courtes — réfrigération — journées longues. L'induction florale est provoquée par l'action des jours courts puis des basses températures. L'initiation et le développement floral exigent ensuite les journées longues. A partir de la levée, 6 semaines de jours courts (8 heures d'éclairement) suivies de 8 semaines de réfrigération (à +3°C) permettent ensuite, en jours continus, la floraison de toutes les plantes.

Des durées inférieures de traitements en jours courts ou au froid réduisent le nombre de plantes qui épient.

Les jours courts et la réfrigération peuvent être donnés ensemble, mais la durée de basse température nécessaire pour provoquer l'induction florale est alors beaucoup plus grande.

Les valeurs limites d'éclairement de jours courts qui permettent encore l'induction et de jours longs qui provoquent l'initiation et le développement floral sont très proches l'une de l'autre (aux environs de 14 heures).

b) *Les Dactyles.*

Les variétés étudiées sont « germinal » et prairial ».

Nos expériences ont montré qu'il n'y avait pas eu de sélection valable, pour le caractère d'alternativité, des variétés mises à notre disposition.

Des semis échelonnés en champ permettent de constater qu'il existe 24% de plantes alternatives ainsi que toute une série d'intermédiaires parmi les deux variétés.

En conditions contrôlées (serre et chambre froide), le Dactyle doit avoir un certain âge avant de pouvoir fleurir. Ayant atteint la maturité de floraison, c'est-à-dire la possibilité de réagir aux traitements photopériodiques et de vernalisation, une talle exige, en général, pour fleurir, l'action des jours courts, de la réfrigération (environ 2 mois à $+3^{\circ}\text{C}$) puis des jours longs. Il existe, cependant, des Dactyles qui ne requièrent pas la vernalisation lorsque les conditions de nutrition ne constituent plus un facteur limitant de croissance (culture sur milieu artificiel).

2) LE MÉCANISME DE L'INDUCTION FLORALE.

a) *Conservation de l'induction chez Lolium perenne.*

La première étape de l'induction florale réalisée après l'action des journées courtes se conserve au-delà de 6 semaines en jours continus et tièdes, alors que la deuxième étape atteinte après l'action des jours courts et de la réfrigération disparaît après un traitement de 6 semaines en jours courts.

b) *Variation avec l'âge du temps minimum d'induction chez Lolium multiflorum.*

Les jeunes plantes exigent plus de 10 jours de lumière continue pour permettre à l'initiation florale d'apparaître après retour en dyspériode, alors que 2 à 4 jours de lumière continue suffisent à provoquer l'induction des plantes âgées de 2 mois.

c) *Transmission de l'induction chez Lolium multiflorum.*

L'induction florale qui prend naissance dans une talle placée en jours continus, se transmet aux autres talles de la même plante placées en jours courts.

Ainsi, la dyspériode empêche la formation du facteur d'induction mais n'inhibe pas son transport ni son action.

3) PHÉNOMÈNES MORPHOLOGIQUES DISSOCIABLES :

INITIATION FLORALE DU MÉRISTÈME APICAL, ÉLONGATION DE LA TIGE ET INHIBITION DE SES BOURGEONS AXILLAIRES.

En condition naturelle, l'élongation caulinaire des Graminées étudiées est associée au développement floral et à l'inhibition des bourgeons latéraux latents aux différents nœuds de la tige: cependant ces phénomènes morphologiques sont dissociables chez le Ray-grass cultivé en condition artificielle.

1. *Elongation de la tige sans initiation florale.*

Le Ray-grass, élevé continuellement en dyspériode, présente des méristèmes apicaux qui ne se transforment jamais en primordia d'épis.

Dans ces conditions, les plantes restent en rosettes pendant plusieurs mois; puis les tiges s'allongent avec des entre-nœuds nombreux et de faibles longueurs (environ 1 cm). Vers le 10^e mois, les entre-nœuds deviennent très courts et à chaque nœud se développent alors des talles pourvues de racines aériennes qui forment une rosette perchée. *Lolium multiflorum* produit des tiges dressées qui meurent au bout d'un an; au contraire *Lolium perenne* présente des tiges grêles et stolonifères qui sont vivaces.

L'action de l'acide gibbérellique, (300 γ par talle en six traitements), sur des plantes placées en dyspériode, accentue l'élongation caulinaire mais ne provoque pas la transformation du méristème végétatif en méristème floral. Après traitement de la talle par l'acide gibbérellique, les différents entre-nœuds ont une longueur à peu près égale (environ 8 cm) puis ils deviennent plus courts et aux nœuds apparaissent des talles en position alterne formant ainsi toute une série de rosettes perchées.

2) *Elongation de la tige provoquée par l'initiation florale et obtention de ramifications latérales.*

Le passage en jours courts d'une plante de *Lolium multiflorum*, dont le méristème apical est au stade double ride ou primordia, bloque la différenciation florale. Cet arrêt est temporaire ou définitif.

a) Plante maintenue indéfiniment en journées courtes après l'initiation florale.

Si la plante a atteint un âge suffisant (4 mois environ), les tiges s'allongent avec des entre-nœuds de quelques centimètres et les bourgeons axillaires, situés à l'aisselle des nœuds, se développent végétativement tandis que le méristème terminal meurt.

b) Plante replacée en jours continus après arrêt du développement du méristème initié durant 2 mois.

Les bourgeons axillaires, qui se sont développés aux nœuds de la tige en journées courtes, sont initiés par les jours longs et produisent des épis. Le méristème terminal épie le dernier et présente parfois une inflorescence ramifiée en épi d'épis.

3. Initiation et développement floral sans élancement de la tige.

Lolium multiflorum, cultivé sur solution nutritive et soumis, dès la levée, aux jours continus (intensité de 12 000 lux, température de 25°C) présente quelques talles qui produisent un épi au niveau du plateau de tallage sans élancement de la tige.

II. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Les considérations générales que suggèrent ces résultats porteront sur les faits suivants : le rôle des traitements en jours courts et à températures basses dans la préparation de la mise à fleur, les possibilités de dissocier expérimentalement l'élancement caulinaire de l'initiation et du développement floral, la diversité des mécanismes régulateurs du développement des Ray-grass et des Dactyles et enfin les applications agronomiques de ces travaux.

1) RÔLE DES TRAITEMENTS EN JOURS COURTS ET À BASSES TEMPÉRATURES DANS LA PRÉPARATION DE LA MISE À FLEUR.

Nous savons, actuellement, que, chez quelques plantes, le stade préparatoire à la mise à fleur peut être atteint soit par l'action des jours courts, soit par les basses températures (SACHS, 1959). WELLENSIEK (1953) fut le premier à mettre en évidence ce phénomène chez une plante bisannuelle : *Campanula medium*. Puis GORT (1955) confirma les travaux de PURVIS (1937), en montrant que, chez le Seigle d'hiver, l'induction florale est provoquée par les jours courts ou par le froid.

Pour certaines variétés de Ray-grass anglais (« Irish », « Kent », « S. 24 ») les jours courts peuvent remplacer le froid (COOPER, 1960 a) ; cependant nous avons montré que la variété « Melle pâture » exige les jours courts, puis les basses températures. Ainsi les besoins de floraison varient suivant le génotype des plantes.

Mais, pour la variété « Melle pâture », l'induction, provoquée par les jours courts, puis la vernalisation constituent deux étapes différentes dans la synthèse du stimulus floral.

2) DISSOCIATION EXPÉRIMENTALE DE L'ÉLONGATION CAULINAIRE ET DE L'INITIATION FLORALE CHEZ LE RAY-GRASS.

Les résultats obtenus montrent, qu'en conditions contrôlées, il est possible de dissocier l'élongation caulinare de l'initiation florale chez le Ray-grass. CHOUARD (1961) met en évidence un phénomène analogue chez *Poa distichophylla* (1).

En conditions naturelles, des champignons parasites, inhibent soit l'élongation de la tige, soit la floraison.

a) champignons parasites inhibant l'élongation mais non la floraison. *Agrostis alba*, parasité en montagne par ces champignons, présente des tiges très courtes portant des inflorescences normalement développées.

b) champignon parasite empêchant la floraison mais non l'élongation. *Bromus erectus*, parasité par *Ustilago bromi erecti*, présente des tiges végétatives dont la croissance est identique à celle des tiges terminées par une inflorescence (NIRSCH, 1961). Ces faits montrent que les processus d'élongation caulinare et de mise à fleur peuvent être séparés et distincts quoiqu'ils soient souvent associés.

3) DIVERSITÉ DES MÉCANISMES RÉGULATEURS DU DÉVELOPPEMENT.

Dans l'ensemble du genre *Lolium*, les mécanismes mis en jeu dans le déclenchement de la phase reproductrice sont différents suivant les espèces et les variétés. Nous avons ainsi tout une gradation allant de l'exigence unique de journées longues à la nécessité de la séquence : jours courts — réfrigération — journées longues, ainsi que toute une série d'intermédiaires.

Les variétés actuelles de Dactyle ne sont pas sélectionnées pour leurs exigences de floraison. Chaque talle, ayant atteint un minimum de croissance (10 à 12 feuilles), peut alors être mise à fleur par l'action des jours courts, de la réfrigération (2 mois à +3°C), puis des jours longs. Il existe, cependant, des Dactyles qui n'exigent pas la vernalisation, lorsque les conditions de nutrition ne constituent plus un facteur limitant (culture sur milieu artificiel).

Ainsi, suivant les génotypes des plantes et les conditions de nutrition, les jours courts ou les basses températures peuvent être nécessaires pour préparer la mise à fleur ; mais l'initiation et le développement floral requièrent les jours longs.

(1) *Poa distichophylla*, cultivé toujours en journées longues et tièdes, présente des tiges très allongées avec un grand nombre d'entre-nœuds de faible longueur. Il apparaît quelquefois, au sommet des tiges, une élongation progressive des entre-nœuds suivie du développement d'une inflorescence.

Il y a donc une diversité dans les mécanismes de préparation à la mise à fleur mais une similitude de l'équilibre final agissant sur la floraison.

4) LES APPLICATIONS AGRONOMIQUES

L'état actuel de nos connaissances sur les exigences de floraison des Graminées prairiales est résumé dans la publication de COOPER (1960 *b*) mais de nombreux travaux sont encore nécessaires pour éprouver l'homogénéité des variétés, préciser les durées de développement et découvrir si les exigences hivernales sont dues à des besoins en jours courts et ou en basse température.

Cependant dès maintenant les connaissances acquises permettent d'accélérer la floraison, de classer et d'améliorer les variétés et de prédire leurs performances en champ (BLONDON, 1961).

1° Accélération de la floraison.

Les exigences de floraison d'une variété étant bien précisées, il est possible d'obtenir en climat artificiel la floraison très rapidement et à n'importe quelle période de l'année. On peut ainsi *accumuler rapidement les générations* et créer toute une gamme de nouvelles variétés en hybridant des plantes à date de floraison différente dans la nature (1).

2° Classification et amélioration des variétés.

D'après COOPER (1957), il existe, chez le Ray-grass, une étroite corrélation non seulement entre la date d'épiaison au printemps et la réaction photopériodique (2), mais encore entre les besoins en basses températures et le comportement annuel ou vivace.

Ainsi une variété cultivée en condition artificielle révèle son homogénéité et peut se scinder en un assez grand nombre de types divers qui se distinguent les uns des autres par leurs comportements à l'épiaison.

Pour le pâturage, par exemple, il faut une production régulière de feuillage et de talles végétatives. L'idéal serait donc d'avoir des variétés qui, dans certaines régions, ne pourraient initier leurs ébauches florales, car leurs exigences de floraison ne seraient pas satisfaites. Une sélection dans ce sens est déjà envisagée (PETERSON, 1958).

(1) Le genre *Lolium* est interfertile.

(2) Les variétés à floraison précoce ont une photopériode critique qui se situe au-dessous de 12 heures, alors que les variétés pastorales à floraison tardive exigent plus de 13 heures d'éclairement.

3° Prédiction des performances en champ.

La connaissance précise des exigences de floraison de variétés homogènes permet d'adapter chacune d'elles aux diverses conditions climatiques locales. Cependant, dans la nature, les interactions entre la photopériode et la température rendent difficile une adaptation rigoureuse. Il serait donc nécessaire d'établir, pour chaque région, un diagramme des rapports entre la photopériode et la température.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLARD (H.A.), EVANS (M.W.), 1941. — Growth and flowering of some tame and wild grasses in response to different photoperiods. *J. Agric. Res.*, **62**, 193-228.
- ANDERSON (S.), 1952. — Methods for determining stades of development in barley and oat. *Physiol. Plant.*, **5**, 199-210.
- BLONDON (F.), 1961. — Les exigences de floraison du Ray-grass et du Dactyle. *Bull. E.N.S.A., Nancy*, **111**, 97-105.
- BOMMER (D.), 1959. — Über Zeitpunkt und Verlauf der Blüten-differenzierung bei perennierenden Gräsern. *Z. Acker-u. PflBau*, **109**, 95-118.
- BRIAN (P.W.), 1958. — Role of gibberellinlike hormones in regulation of plant growth and flowering. *Nature, London*, **181**, 1122-1123.
- CHOUARD (P.), 1949. — Coup d'œil sur les mécanismes régulateurs du développement : 1° chez les plantes annuelles et bisannuelles ; 2° chez les plantes vivaces. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, **96**, 218-222, 235-238.
- CHOUARD (P.), 1950. — Effets de l'âge et des dimensions des plantes, ainsi que de la température, sur les conditions photopériodiques d'induction à la floraison. *C.R. Acad. Sc., Paris*, **231**, 1337-1339.
- CHOUARD (P.), 1956-1957. — Diversité des mécanismes des dormances, de la vernalisation et du photopériodisme, relevée notamment par l'action de l'acide gibbérellique. *Bull. Soc. Bot. de Fr., Mém.*, 51-64.
- CHOUARD (P.), 1960. — Vernalization and its relations to dormancy. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **11**, 191-238.
- CHOUARD (P.), 1961. — Communication personnelle.
- CHOUARD (P.), 1962. — Rôles respectifs de la gibbérelline et du froid dans la vernalisation. *Eigenschaften und wirkungen der Gibberelline*, 50-60.
- COOPER (J.-P.), 1951. — Studies on growth and development in *Lolium*. II. Pattern of bud development on the shoot apex and its ecological significance. *J. Ecol.*, **39**, 228-270.
- COOPER (J.-P.), 1954. — Studies on growth and development in *Lolium*. IV. Genetic control of heading responses in local populations. *J. Ecol.*, **42**, 521-556.
- COOPER (J.-P.), 1956. — Development analysis of populations in the cereals and herbage grasses. — I. Methods and Techniques. *J. Agric. Sci.*, **47**, 262-279.
- COOPER (J.-P.), 1957. — Developmental analysis of populations in the cereals and herbage grasses. II. Response to low temperature vernalisation. *J. Agric. Sci.*, **49**, 361-383.

- COOPER (J.-P.), 1958. — The effect of temperature and photoperiod on inflorescence development in strains of timothy (*Phleum* spp.), *J. Brit. Grassl. Soc.*, **13**, 81-91.
- COOPER (J.-P.), 1959a. — Selection and population structure in *Lolium*. I. The initial populations. *Heredity*, **13**, 317-340.
- COOPER (J.-P.), MOIR (T.R.G.), WHYTE (R.O.), 1959b. — Les Graminées en agriculture, Rome, Edit. F.A.O., 485 pages.
- COOPER (J.-P.), 1960a. — Short-day and low-temperature induction in *Lolium*. *Ann. Bot. London*, **24**, 232-246.
- COOPER (J.-P.), 1960b. — The use of controlled life-cycles in the forage grasses and legumes. *Herb. Abs.*, **30**, 71-79.
- EVANS (M.-W.), ALLARD (H.-A.), 1934. — Relation of length of day to growth of timothy. *J. Agric. Res.*, **48**, 571-586.
- EVANS (M.-W.), GROVER (F.O.), 1940. — Developmental morphology of the growing point of the shoot and inflorescence in grasses. *J. Agric. Res.*, **61**, 481-521.
- EVANS (M.-W.), WILLSIE (C.P.), 1946. — Flowering of brome grass, *Bromus inermis*, in the greenhouse as influenced by length of day, temperature, and time of fertility. *J. Amer. Soc., Agron.*, **38**, 923-932.
- EVANS (L.T.), 1958. — *Lolium temulentum* L., a long day plant, requiring only one inductive photocycle. *Nature, London*, **182**, 197-198.
- EVANS (L.T.), 1960. — Inflorescence initiation in *Lolium temulentum* L. I. Effect of plant age and leaf area on sensitivity to photoperiodic induction. *Austr. J. Biological Sci.*, **13**, 123-131.
- FEDOROV (A.K.), 1955. — Biologie du développement de quelques plantes pérennes de prairie (en russe). *Izv. Akad. Nauk. SSSR, Série Biol.*, **2**, 19-40.
- FEJER (S.O.), 1960. — Ear emergence in perennial rye-grass as affected by differences in light and temperature before ear initiation. *J. Agric. Res., New-Zeal.*, **3**, 558-564.
- GARDNER (F.P.), LOOMIS (W.E.), 1953. — Floral induction and development in orchard grass. *Plant Physiol.*, **28**, 201-217.
- GOTT (M.-B.), GREGORY (F.G.), PURVIS (O.N.), 1955. — Studies in vernalisation of cereals. XIII. Photoperiodic control of stages in flowering between initiation and ear formation vernalised and unvernalsed Petkus winter rye. *Ann. Bot., N.S.*, **19**, 87-126.
- HANSON (A.A.), SPRAGUE (V.G.), 1953. — Heading of perennial grasses under greenhouse conditions. *Agron. J.*, **45**, 248-251.
- INNAMORATI (M.), 1959. — Numero delle foglie e accrescimento in Lunghezza nella valutazione dello sviluppo. *Nuovo Giornale Botanico Italiano, n.s.*, **LXVI**, 509-554.
- JACQUARD (P.), 1960. — Physiologie et exploitation des Ray-grass. *Proceedings of the eighth international grassland Congress*, 426-428.
- JEATER (R.L.S.), 1956. — A method for determining development stages in grasses. *J. Brit. Grassland Soc.*, **11**, 139-146.
- JONARD (P.), KOLLER (J.), VINCENT (A.), 1952. — Evolution de la tige et de l'épi chez la variété de blé « Vilmorin 27 » au cours de la période de reproduction. *Ann. Amélior. Pl.*, **1**, 31-54.

- KLEBS (G.), 1918. — Über die Blütenbildung von *Sempervivum*. *Flora*, **111-112**, 128-151.
- KOLLER (D.), HIGHKIN (H.R.), CASO (O.H.), 1960. — Effects of gibberellic acid on stem apices of vernalizable grasses. *Amer. J. Bot.*, **47**, 518-524.
- LANG (A.), 1952. — Physiology of flowering. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **3**, 265-306.
- LANG (A.), 1956. — Induction of flower formation in biennial *Hyoscyamus niger* by treatment with gibberellin. *Naturwiss.*, **43**, 257-258, 284-285.
- LANG (A.), 1957. — The effect of gibberellin upon flower formation. *Proceed. Nat. Acad. Sci.*, **43**, 709-717.
- LANGER (R.H.M.), 1955. — Ear formation in timothy grass (*Phleum pratense*) following vernalisation and short day treatments. *Nature, London*, **176**, 263.
- MARGARA (J.), 1960. — Recherches sur le déterminisme de l'élongation et de la floraison dans le genre *Beta*. Thèse, Paris, 117 pages.
- MATHON (C.C.), 1960. — Lumière et floraison. Paris, Edit. Presses Universitaires de France, 128 pages.
- MORIYA (N.), 1956. — Studies on seed production of some forage grasses. — I. Suitable harvesting times of some grasses. — II. Tillering of orchard grass. *Proc. Crop. Sci. Soc. Japan*, **24**, 227.
- NITSCH (J.P.), 1961. — Communication personnelle.
- PETERSON (M.L.), LOOMIS (W.E.), 1949. — Effects of photoperiod and temperature on growth and flowering of Kentucky bluegrass. *Plant Physiol.*, **24**, 31-43.
- PETERSON (M.L.), COOPER (J.P.), VOSE (J.P.), 1958. — Non-flowering strains of herbage grasses. *Nature, London*, **181**, 591-594.
- PETERSON (M.L.), COOPER (J.P.), BENDIXEN (L.E.), 1961. — Thermal and photoperiodic induction of flowering in Darnel. (*Lolium temulentum*). *Crop. Sci.*, **1**, 17-20.
- PFITZENMEYER (C.), 1961. — Communication personnelle.
- PHINNEY (B.O.), WEST (C.A.), 1961. — Gibberellins and plant growth. *Encyclopedia of Plant Physiol.*, XIV, 1185-1227.
- PRAT (H.), 1935. — Recherches sur la structure et le mode de croissance des chaumes. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, XVII, 81-145.
- PRAT (H.), 1945. — Les gradients histo-physiologiques et l'organo-génèse végétale. *Rev. Canadienne de Biologie.*, **4**, 543-693.
- PRAT (H.), 1960. — Vers une classification naturelle des Graminées. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, **107**, 32-79.
- PURVIS (O.N.), GREGORY (F.G.), 1937. — Studies in vernalisation of Cereals. I. A comparison study of vernalisation of winter rye by low temperature and by short days. *Ann. Bot. N.S.*, **1**, 569-592.
- SACHS (R.M.), 1959. — Dual day length requirements for floral initiation. *Photoperiodism*. Edit. American Association for the advancement of Science. Washington, 315-320.
- SHARMAN (B.C.), 1942. — Shoot apex in grasses and cereals. *Nature, London*, **149**, 82.

- SHARMAN (B.C.), 1944. — Branched heads in wheat and wheat hybrids. *Nature, London*, **153**, 497.
- SHARMAN (B.C.), 1945. — Leaf and bud initiation in the Gramineae. *Bot. Gaz.*, **106**, 269-289.
- SHARMAN (B.C.), 1947. — The biology and developmental morphology of the shoot apex in the Gramineae. *The New Phytol.*, **46**, 20-34.
- SPRAGUE (V.G.), 1948. — Relation of supplementary light and soil fertility to heading in the greenhouse of several perennial forage grasses. *J. Amer. Soc. Agron.*, **40**, 144-154.
- STEPANOV (V.N.), 1958. — Les particularités du développement des plantes pérennes d'herbage. (En russe). *Izv. Timirjazevsh SH. Akad.*, **2**, 7-20, ref. *Herb. Abs.* (1958), **28**, 1554.
- STROUN (M.), 1956. — Contribution à l'étude du développement des Céréales, *Paris. Edit. Lechevalier*, 193 pages.
- STROUN (M.), 1958. — Rôle de la composition du spectre lumineux dans la ramification de l'épi des Céréales. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, **105**, 1-9.
- TCHAILACHIAN (M. Kh.), 1958. — Les facteurs hormonaux de la floraison des plantes (en russe). *Fiziol. Rast.*, **5**, 541-560.
- TINCKER (M.A.H.), 1925. — The effect of length of day upon the growth and reproduction of some economic plants. *Ann. Bot. London*, **39**, 721-754.
- WELLENSIEK (S.J.), 1953. — De physiologie der bloemvorming in *Campanula medium*. *Proc. Koninkl. Ned. Akad. Wetenschap.*, **62**, 115-118.
- WILSON (J.R.), 1959. — The influence of time of tiller origin and nitrogen level on the floral initiation and ear emergence of four pasture grasses. *J. Agric. Res., New. Zeal.*, **2**, 915-932.
- WIT (F.), MARGADANT (W.D.), DILZ (K.), 1955. — Jarowisatie bij Engels en Italiaans raaigras. *Landbouwk. Tijdschr., s-Grav.*, **67**, 137-147, ref. *Herb. Abs.* (1955), **25**, 890.
- WYCHERLEY (P.R.), 1952. — Temperature and photoperiod in relation to flowering in three perennial grass species. *Meded. Landb. Hoogeschool, Wageningen*, **52**, 75-92.
- WYCHERLEY (P.R.), 1954. — Végétative proliferation of floral spikelets in British grasses. *Ann. Bot. London*, **18**, 119-127.
-

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

“ Les effets de l'ombrage sur la croissance ”.

Vu et approuvé :

Paris, le 16 juin 1962

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc ZAMANSKY

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean ROCHE

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Fig. 1. — Apex végétatif de *Lolium multiflorum*.

a. - Ride simple, ébauche de feuille.

Fig. 2. — Apex initié de *Lolium multiflorum*.

a, b. - Ensemble dénommé « double ride », montrant le caractère initié :

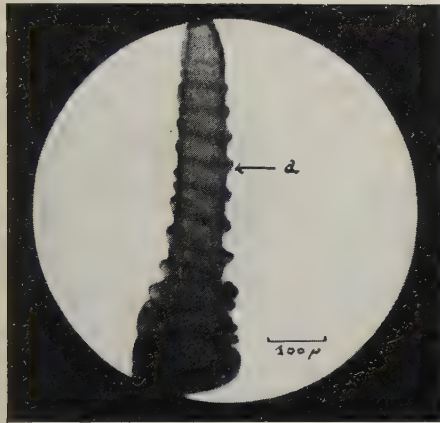
a : ébauche de feuille qui avortera.

b : ébauche d'épillet.

Fig. 3. — Apex végétatif de *Dactylis glomerata*.

Fig. 4. — Apex initié de *Dactylis glomerata*.

Lolium multiflorum

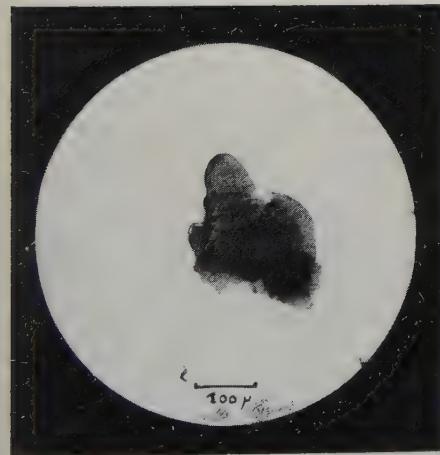


1



2

Dactylis glomerata



3



4

Lolium multiflorum et *Dactylis glomerata*

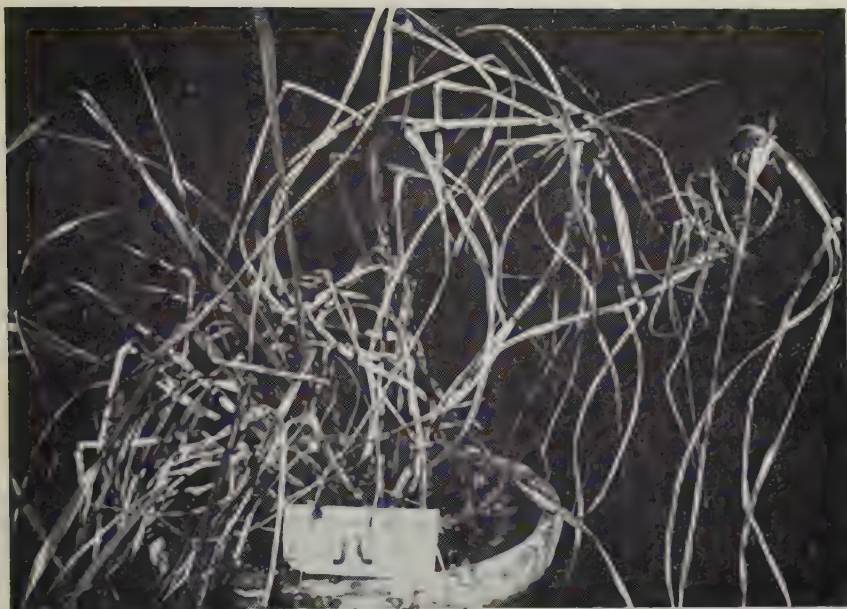
BLONDON phot.

GRIMARD sc.

EXPLICATION DE LA PLANCHE II

Fig. 1. — *Lolium multiflorum*, âgé de 11 mois, cultivé depuis la levée en journées courtes. Remarquer, dans la partie droite, l'élongation des tiges présentant des entre-nœuds de longueur à peu près égale et, au sommet de la tige, la rosette perchée de talles.

Fig. 2. — *Lolium perenne*, âgé de 8 mois, cultivé depuis la levée en journées longues. On remarque l'élongation des tiges de toutes les talles. Ces tiges sont grêles et beaucoup moins robustes que celles de *Lolium multiflorum*.



1



2

Lolium multiflorum et perenne

BLONDON phot.

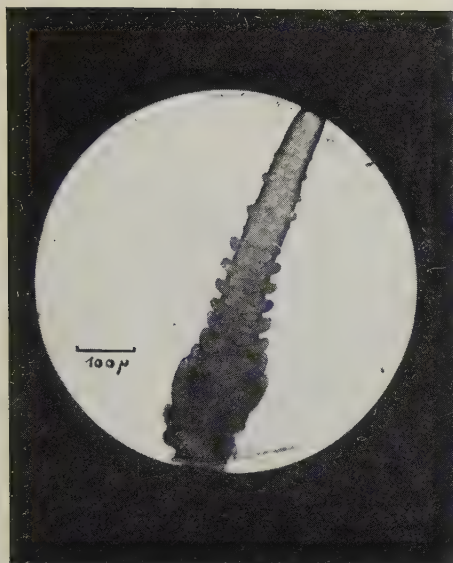
GRIMARD sc.

EXPLICATION DE LA PLANCHE III

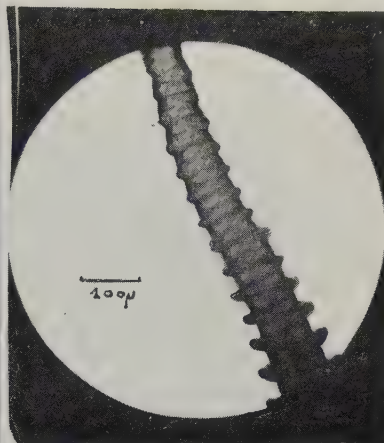
Fig. 1. — Méristème végétatif de *Lolium multiflorum* traité par 200 γ d'acide gibbérellique, on remarque dans la partie supérieure de l'apex la grande distance qui sépare deux primordia foliaires.

Fig. 2. — Méristème végétatif de *Lolium multiflorum*, un mois après la fin du traitement de la talle par 300 γ d'acide gibbérellique. L'apex considérablement allongé donne à nouveau des primordia foliaires proches l'une de l'autre.

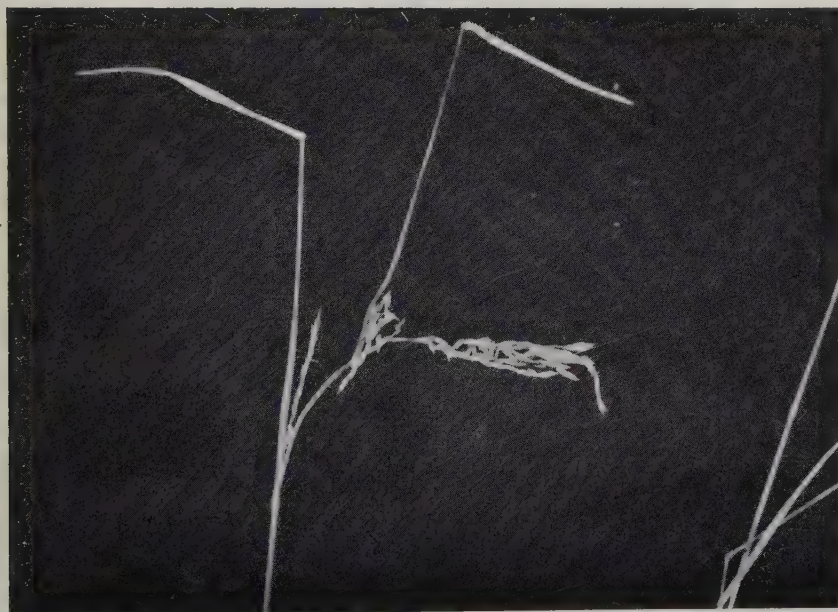
Fig. 3. — Modification dans la structure de l'inflorescence de *Lolium multiflorum*. Chaque primordia a donné naissance à un épi (à la place d'un épillet); il se forme ainsi une inflorescence ramifiée en épi d'épis.



1



2



3

Lolium multiflorum

BLONDON phot.

GRIMARD sc.

EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

Talle de *Lolium multiflorum*, une semaine après la fin du traitement par l'acide gibbérellique (300 γ) en dyspériode et témoin.



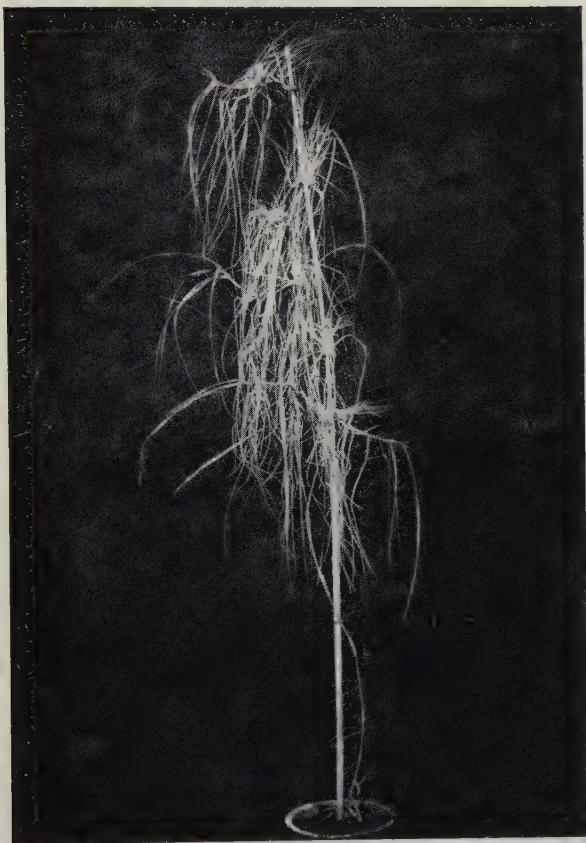
Lolium multiflorum

BLONDON phot.

GRIMARD sc.

EXPLICATION DE LA PLANCHE V

Talle de *Lolium multiflorum* huit mois après la fin du traitement par l'acide gibbérellique (300 γ) et toujours maintenue en journées courtes. Remarquer les entre-nœuds de la partie inférieure de la tige qui sont d'égale longueur et ne présentent pas de ramifications latérales ; dans la partie supérieure de la tige, à chaque nœud, se développe une rosette perchée de talles.



Lolium multiflorum

BLONDON phot.

GRIMARD sc.

EXPLICATION DE LA PLANCHE VI

Talle de *Lolium multiflorum*, qui, deux mois après la fin du traitement par l'acide gibbérellique (300 γ), a été placée en jours continus.

On remarque que les rosettes perchées de talles se sont mises à fleurir : le méristème terminal étant ici sur le point d'épier.



Lolium multiflorum

BLONDON phot.

GRIMARD sc.

EXPLICATION DE LA PLANCHE VII

Fig. 1. — Émission de ramifications latérales par une talle de *Lolium multiflorum*, âgée de huit mois, dont le méristème terminal, qui est initié, a avorté après passage en jours courts.

Fig. 2. — Obtention d'un épi sans élongation de la tige.

Plante de *Lolium multiflorum*, élevée depuis le semis en solution nutritive, sous un éclairage continu et artificiel de 12.000 lux. On remarque, au centre, des talles qui ont produit des épis sans élongation de leurs tiges.



2

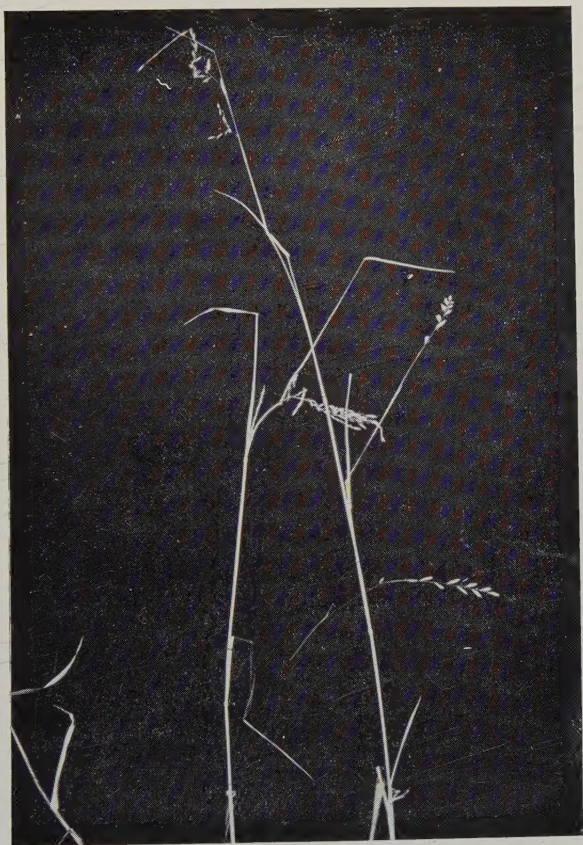
Lolium multiflorum

BLONDON phot.

GRIMARD sc.

EXPLICATION DE LA PLANCHE VIII

Obtention d'épis aux différents nœuds de la tige et modification dans la structure de l'inflorescence terminale de *Lolium multiflorum*. Les traitements employés ont été les suivants : J.C. - J.-L. - J.C. - J.L.



Lolium multiflorum

BLONDON phot.

GRIMARD sc.

